This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

HDI
HW 1H3Z G

BIOL
1474
K82

HARVARD UNIVERSITY LIBRARY

Digitized by Google

Bot 1758.94

Harvard College Library

FROM THE

MARY OSGOOD FUND

The sum of $6,000 was bequeathed to the College by Mary Osgood, of Medford, in 1860; in 1883 the fund became available "to purchase such books as shall be most needed for the College Library, so as best to promote the objects of the College."

DEPOSITED
IN THE
BIOLOGICAL LABORATORY

Digitized by Google

Pl. Physiol.
C. 1
1894

Digitized by Google

Digitized by Google

Die

Mechanik der Reizkrümmungen.

Von

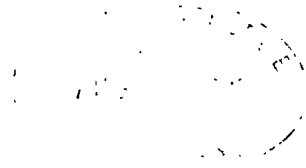
Dr. F. G. Kohl,
Professor der Botanik an der Universität Marburg.

Mit 19 Figuren im Text und 6 Tafeln.

Marburg.
N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.
1894.

Digitized by Google

Bot 1158.94



Mary Osgood fund.

BIOLOGICAL LABORATORIES LIBRARY
HARVARD UNIVERSITY

G+E
HARVARD UNIVERSITY
WIDENER LIBRARY

Digitized by Google

Inhalt.

I. Theil.

Historisches. Wortmann's Theorie der Reizkrümmungen. Meine Theorie. Verkürzung der Concavzellen. Dehnbarkeitsverhältnisse der Zellmembranen. Noll's Theorie der Reizkrümmungen.

II. Theil.

Capitel I. Lage der Krümmung . . . . . 1—11.
Capitel II. Plasmawanderung, Plasmaverbindungen, Differenz in der Ausbildung der Zellmembranen antagonistischer Seiten . . . . . 11—27.
Capitel III. Verkürzung und Erweiterung der Concavzellen. Grasknoten . . . . . 27—47.
Capitel IV. Turgor. Stärkewanderung Wortmann's . . . . 47—67.
Capitel V. Plasmolyse . . . . . 67—73.
Capitel VI. Beugungsversuche . . . . . 73—76.
Capitel VII. Kritik und Wiederlegung des Wortmann'schen Flankenschnittversuches. . . . . 76—82.
Capitel VIII. Kerbschnittversuche . . . . . 82—84.
Capitel IX. Gewebespannung . . . . . 84—87.
Capitel X. Nachwirkung . . . . . 87—89.
Capitel XI. Versuche mit künstlich gerade gehaltenen Stengeln 89—91.

Digitized by Google

Digitized by Google

Vorrede.

Zu den interessantesten Problemen den Phytodynamik hat von jeher das der Mechanik derjenigen Bewegungen, welche man auf äussere Einflüsse zurückführen konnte, gehört. Es bildet daher den Gegenstand zahlreicher hypothetischer Speculationen, vieler scharfsinniger Experimente und inhaltreicher Abhandlungen der Pflanzenphysiologen aller Nationen. Die Theorie der Reizbewegungen und speciell der Reizkrümmungen hat im Laufe der Zeit eine lange Reihe von Phasen durchlebt, welche im Allgemeinen durch die Namen Hales, Tournefort, Du Hamel, Knight, Dutrochet, Sachs, de Vries etc. gekennzeichnet werden könnten. Bei den rapiden Fortschritten unserer anatomischen, physikalischen und chemischen Kenntnisse während der letztvergangenen Decennien war es nicht zu verwundern, dass bald die meisten älteren Versuche, das Problem zu lösen, als veraltet ad acta gelegt werden konnten. Die moderne Forschung war in der Lage, sich mit ganz anderen Mitteln und Methoden an die Arbeit zu machen und hätte sich dem vorgesteckten Ziel unfehlbar in schnellerem Tempo genähert, handelte es sich nicht bei den Reizkrümmungen um das complicirte, schwer zu durchschauende Ineinandergreifen zahlreicher Einzelerscheinungen, um eine verwickelte Combination verschiedener Einzelvorgänge, wodurch naturgemäss der subjectiven Auffassung des Forschers ein weiter Spielraum gelassen wurde. Es haben sich daher neuerdings eine Reihe heterogener theoretischer Ansichten über die Reizkrümmungen und deren Mechanik herangebildet, welche sich mehr oder weniger unvermittelt und unvereinbar gegenüberstehen. Die neusten derselben kritisch zu beleuchten, war die erste Aufgabe dieser Schrift; eine zweite drängte sich alsdann von selbst auf, an Stelle der, einer schärferen Kritik nicht Stand haltenden Theorien eine neue zu setzen. Um eine solche zu einfacher Darstellung bringen zu können, habe ich

Digitized by Google

im ersten Theil die den einzelnen Behauptungen zu Grunde liegenden Einzelbeobachtungen bei Seite gelassen, dieselben vielmehr in den elf Capiteln des zweiten, speciellen, Theils untergebracht. Ich brauche kaum zu erwähnen, dass auch hier nur ein verschwindend kleiner Theil meiner zahlreichen Versuche, Messungen und Zeichnungen hat zum Abdruck gelangen können. Darf ich meine Erklärung der Mechanik der Reizkrümmungen vor der Haand als hinreichend experimentell fundamentirt betrachten, so bin ich doch sicher, dass ihr trotzdem Angriffe und Anfeindungen nicht erspart bleiben werden. Ich erkläre jedoch schon an dieser Stelle, dass ich auf dieselben nur dann eingehen werde, wenn die Sache dabei wirklich gefördert werden kann, dass ich mich dagegen jeder unfruchtbaren Polemik enthalten werde.

Marburg, im März 1894.

Der Verfasser.

Bemerkung. Das Manuscript dieser Abhandlung lag bereits im August 1893 zum Drucke bereit, eine heftige Erkrankung verhinderte mich jedoch, dasselbe vor Februar 1894 in Druck zu geben; daher sind einige im verflossenen Winter in meine Hände gelangte Abhandlungen, deren sonst hätte Erwähnung gethan werden müssen, unberücksichtigt geblieben. Dies gilt besonders von der Abhandlung »Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe« von S. Schwendener und G. Krabbe (Pringsheim's Jahrb. Bd. XXV, H. 3), in welcher die Unhaltbarkeit der Sachs-de Vries-schen Wachsthumslehre nachgewiesen wird und die Consequenzen, welche Wortmann aus seinen Experimenten in erster Linie bezüglich der Beziehungen zwischen dem Maass der Turgorausdehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachsthums zog, als falsch widerlegt werden. Meine Auffassung des Krümmungsmechanismus wird durch den Fall der Sachs-de Vries'schen Theorie jedoch in keiner Weise alterirt, da ich die Reizkrümmungen, der bisherigen Anschauung entgegen, als blosse Spannungserscheinungen und nicht als Wachsthumsvorgänge betrachte, als Spannungserscheinungen, denen erst das Wachsthum der gespannten Zellhäute folgt.

Den Leser ersuche ich folgende, bei der Correctur stehen gebliebene Druckfehler berichtigen zu wollen:

p. 17 Z. 3 v. o. 10 mm statt 2 mm,
p. 23 Z. 6 v. o. ihm statt ihr,
p. 25 Z. 8 v. u. Wurzel statt Wurzeln.
p. 81 Z. 9 v. u. ist zwischen $\frac{6}{0}$ und $\frac{\frac{1}{1}+\frac{1}{1}}{0}$ einzufügen: $\frac{\frac{1}{1}}{\frac{1}{1}}$.

Digitized by Google

Die Reizkrümmungen wachsender Pflanzenorgane zu erklären, ist die Aufgabe der Untersuchungen zahlreicher Forscher gewesen. Die Resultate der vielfachen Bemühungen, sich einen Einblick in die Mechanik der Reizkrümmungen zu verschaffen, sind jedoch, wie ein Ueberblick über die darauf bezügliche umfangreiche Literatur lehrt, ziemlich dürftige geblieben. Man begnügte sich lange Zeit damit, zu sagen: Die Reizursachen wie Licht, Schwerkraft etc. fördern das Wachsthum der einen (späteren convexen), verlangsamen das der anderen (späteren concaven) Seite und als nothwendige Folge des verschieden intensiven Wachsthums auf den antagonistischen Seiten musste die Krümmung von Statten gehen. Nachdem Sachs die Turgescenz der Zelle als nothwendige Bedingung des Wachsthums derselben aufgestellt hatte, lag es nahe, Turgoränderungen im sich krümmenden Organ der differenten Wachsthumsenergie der Ober- und Unterseite zu Grunde zu legen. Sachs selbst schlug diesen Weg jedoch nicht ein, da er die Krümmung cellulärer und nichtcellulärer Pflanzen resp. Pflanzenorgane einheitlich erklären zu müssen glaubte, bei einzelligen Organen aber von einer Differenz der Turgorkraft auf der convexen und concaven Seite der Organs keine Rede sein könne. De Vries führte bekanntlich zuerst die Wachsthumskrümmung vielzelliger Organe auf gesteigerten Zellturgor auf der Convexseite zurück. Er hatte gezeigt, dass am normal orientirten Organ die Regionen stärksten Wachsthums zugleich auch die grössten Zellturgors sind, woraus er folgerte, dass auch am gekrümmten Organ höherer Zellturgor auf der Convexseite stärkeres Wachsthum daselbst hervorrufe. Dem de Vries'schen Erklärungsversuch wurde aber der Boden durch den von Gr. Kraus 1882 erbrachten Nachweis entzogen, dass die Convexhälfte gekrümmter Organe weniger osmotisch wirkende, also Turgor erzeugende Substanz enthalte, als die Concavseite. Auch die Annahme, dass etwa während des Krümmungsvorganges (Kraus untersuchte bereits gekrümmte Organe) die Turgorverhältnisse sich ändern könnten, musste dann vollkommen ausgeschlossen sein, wenn der Turgorüberschuss auf der Convexseite als alleiniges agens movens in's Feld geführt wurde.

Die de Vries'sche Theorie vernachlässigte vollkommen die a priori mögliche Variabilität in dem Widerstand, welchen die Zellmembranen dem Turgor entgegensetzen. Diese gegenseitige Beziehung zwischen Turgor und Membran der Zelle, welche Sachs bereits früher in ihrer ganzen

Digitized by Google

Bedeutung dargelegt hatte, wurde von Wiesner zur Erklärung der Reizkrümmungen in ausgiebiger Weise herangezogen. Wiesner führte in seinen »heliotropischen Erscheinungen« (1880 und 1882) die Krümmung vielzelliger Organe auf eine Steigerung der osmotischen Kraft und eine Zunahme der Ductilität der Membranen auf der Convexseite des Organs zurück. Diese Anschauung wurde anscheinend gestützt durch die Ergebnisse der plasmolytischen Versuche von de Vries und Wiesner, welche lehrten, dass in gewissen Fällen bei der Plasmolyse gekrümmter Organe die Krümmung zunimmt und nicht verringert wird. De Vries und Wiesner suchen diese Erscheinung durch die Annahme zu erklären, dass die Membranen der späteren Concavseite nach der Einwirkung des Reizes mehr elastisch, die der Convexseite mehr ductil seien, so dass, wenn der Turgor durch Plasmolyse herabgesetzt wird, die elastischen Membranen der Concavseite sich mehr verkürzen als die ductilen der entgegengesetzten Seite, was eine Verstärkung der Krümmung, eine Plusbewegung zur Folge haben muss. Strasburger wies in den »Zellhäuten« (1882) darauf hin, dass auch beim Wachsthum gewisser Algen (*Oedogonium*, *Cladophora* etc.) Veränderungen in der Ductilität der Membranen mit dem Wachsthum derselben häufig in causalem Zusammenhang stehen.

Es ist klar, dass man auf Grund der bis dahin vorliegenden Thatsachen nur dann zu einem richtigen Verständniss der Mechanik der Reizkrümmungen hätte gelangen können, wenn man die irrige Annahme der Turgorsteigerung auf der Convexseite hätte fallen lassen, natürlich nach vorhergegangener Prüfung der Kraus'schen Beobachtungen.

In eine wesentlich andere Bahn wurde die Auffassung von der Genesis der Reizkrümmungen durch die neueren Arbeiten und Mittheilungen Wortmann's gelenkt, welche in Anschluss an Sachs von der Voraussetzung ausging, dass die Wachsthumskrümmungen ein- und vielzelliger Organe analoge Erscheinungen und das Resultat analoger Vorgänge seien. Wortmann legte seiner Auffassung den von mir an einzelligen Organen beobachteten und von ihm bestätigten causalen Zusammenhang zwischen »Plasmaumlagerung« und »Krümmung« zu Grunde und liess die Reizkrümmung in folgender Weise entstehen:

Im einzelligen Organ bewirkt der Reiz zunächst Ansammlung des Plasmas an der späteren Concavseite; an dieser verdickt sich die Membran stärker und büsst dadurch an Dehnbarkeit ein. Der ringsum gleiche Turgor vermag alsdann diese Seite der Membran weniger zu dehnen als die gegenüberliegende und die Krümmung vollzieht sich.

Ganz analog verhält sich nach Wortmann das vielzellige Organ; es benimmt sich jedoch nicht jede Zelle, als wäre sie frei, sondern das ganze celluläre Organ repräsentirt sozusagen eine einzige Zelle. Das Protoplasma wandert infolge der Reizung nach der späteren Concavseite.

Digitized by Google

Die Zellen an dieser füllen sich mit Plasma, während sich die der Convexseite in demselben Maasse entleeren. Die Zellwände der an der Concavseite gelegenen Zellen verdicken sich mehr, als die der gegenüberliegenden Zellen, der in allen Zellen gleiche Turgor vermag daher die letzteren mehr zu dehnen als die ersteren und die Krümmung erfolgt.

Wortmann setzt demnach bei der Reizkrümmung vielzelliger Organe Folgendes voraus:

1. Eine Wanderung des Protoplasmas von der späteren Convexseite zur Concavseite, welche zu einer Ansammlung desselben in den Zellen der Concavseite führt.
2. Eine besonders intensive Verdickung der Zellmembranen auf der Concavseite als Folge der daselbst vorhandenen Plasmaansammlung.
3. Einen überall gleich starken Turgor.

Aus meinen zahlreichen, im zweiten Theil dieser Abhandlung in extenso angegebenen Experimenten und Beobachtungen geht hervor, dass die beiden Voraussetzungen 1. und 3. falsch sind, denn

ad 1. Eine Wanderung des Protoplasmas von den Zellen der Convexseite nach denen der Concavseite und eine Ansammlung desselben in den Concavzellen — sit venia verbo — ist nicht nachzuweisen.

ad 3. Der Turgor ist, wie schon oben hervorgehoben, nicht auf der Ober- und Unterseite des horizontal gelegten Organs gleich, sondern er wird durch den Reiz auf der späteren Concavseite erhöht.

Endlich ist auch die Voraussetzung 2. in dem Wortmann'schen Sinne nicht mehr haltbar, sobald die Existenz der »Plasmawanderung« im vielzelligen Organ geleugnet werden muss. Die von Wortmann beobachtete bevorzugte Dickenzunahme der Concavmembranen ist, wie ich im Capitel 2 erörtern werde, bei der normalen Krümmung überhaupt nicht vorhanden, denn die Concavmembranen behalten während der ersten Stadien der Krümmung ihre Dicke bei und erscheinen nur deshalb dicker als die Convexmembranen, weil letztere durch mechanischen Zug mehr gedehnt und dadurch dünner wurden. Erst im weiteren Verlauf des Krümmungsprocesses erfahren die Concavmembranen eine absolute Dickenzunahme, welche jedoch für die Mechanik des Krümmungsvorganges ohne wesentliche Bedeutung ist.

Mit dem Falle dieser fundamentalen Postulate fällt auch die Wortmann'sche Theorie der Reizkrümmungen vielzelliger Organe.

Ohne an dieser Stelle zunächst auf Einzelheiten einzugehen — dieselben werden im speciellen Theile ihre Erledigung finden — werde ich nunmehr darlegen, wie ich auf Grund meiner und der bei Prüfung als richtig befundenen Beobachtungen anderer Forscher das Zustandekommen der Reizkrümmungen erkläre.

Digitized by Google

Legte ich beispielsweise einen Stengel horizontal, so konnte ich bald finden

1. dass die Rindenparenchymzellen der Oberseite mehr osmotisch wirksame Substanz enthalten und damit einen stärkeren Turgor aufweisen als die Zellen der Unterseite; ich befinde mich in Bezug auf diesen Punkt in Uebereinstimmung mit Kraus. (vide Capitel 4).
2. dass die Rindenparenchymzellen der Oberseite kürzer sind als die der entgegengesetzten Seite und häufig auch kürzer, als sie vor der Krümmung waren. (vide Capitel 3).
3. dass dieselben Zellen oben weiter sind als unten. (vide Capitel 3).
4. dass die Zellen an der Oberseite sogleich nach Eintritt der Krümmung dickere Membranen als die der Unterseite nicht aufweisen. (vide Capitel 2).

Der Krümmungsvorgang eines negativ geotropischen Stengels ist darnach folgender:

Durch den Schwerkraftreiz wird die Menge osmotisch wirkender Stoffe in den oben gelegenen Rindenparenchymzellen des horizontal liegenden Stengels vergrössert und damit der Turgor daselbst erhöht [1]). Da nun die Membranen in Rede stehender Zellen in Folge der gegenseitigen Verwachsung in der Längsrichtung weniger dehnbar sind als in der Querrichtung, so ruft der gesteigerte Turgor Tonnen-Umformung und Verkürzung dieser Zellen hervor, durch welche Contraction auf die Zellen der Convexseite ein Longitudinalzug ausgeübt wird. Dieser führt passive Verlängerung der Convexzellen herbei. Die Aufwärtskrümmung der Stengelspitze ist die Folge. Die ganze Reizkrümmung ist keine Wachsthumserscheinung, denn sie ist sogleich nach ihrem Entstehen durch Plasmolyse vollkommen rückgängig zu machen. Erst nach Verlauf einer gewissen Zeit wird die ohne Wachsthumsvorgänge entstandene Reizkrümmung durch Membranwachsthum allmälig irreparabel gemacht. Sehr empfindliche Pflanzen führen sicher einen grossen Theil der Krümmung ohne Membranwachsthum aus, das Wachsthum ist eine sekundäre Erscheinung, welche die Krümmung nur zu befestigen hat; die Reizkrümmung ist zunächst nur eine Gewebespannungserscheinung, sie verschwindet wieder, wenn man letztere aufhebt. Selbstverständlich soll damit nicht gesagt sein, dass nicht schon während des Verlaufs des Krümmungsprocesses Membranwachsthum stattfinden könne; ja es ist dies sogar das Häufigere; allein wenn es sich um die Frage handelt, ob Membranwachsthum ein für das Zustandekommen der Reizkrümmung

---

1) Noll, F., Beitrag zur Kenntniss der physik. Vorgänge, welche etc. (Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. III. Bd. H. 4. p. 525).

Digitized by Google

nöthiger unentbehrlicher Factor ist (Wortmann), so könneu wir diese Frage auf Grund der bisher vorliegenden Beobachtungen nur mit Nein beantworten.

Diese »Theorie der Reizkrümmungen« fusst allein auf bereits bekannten oder neuerdings von mir beobachteten Thatsachen, sie steht nicht in Widerspruch mit begründeten früheren Anschauungen und erklärt, wie ich unten zeigen werde, eine grosse Reihe von Erscheinungen, welche die früheren Theorien zum Theil sehr schlecht, zum Theil gar nicht zu erklären vermögen. Ich habe allen Grund, diese Theorie nicht nur für geotropische und heliotropische Krümmungen, sondern mutatis mutandis auch für hydro- und thermotropische und Contactkrümmungen (vielleicht für alle Reizkrümmungen überhaupt) in Anspruch zu nehmen.

Eine Hauptrolle spielt die Verkürzung der Zellen auf der Oberseite des horizontal liegenden Stengels, weshalb ich auf diesen Punkt etwas näher eingehen will.

Der Einfluss der Dehnbarkeit der Membran auf die Formänderung einer mit Turgor ausgestatteten cylindrischen Zeile lässt sich kurz folgendermaassen charakterisiren:

Eine cylindrische Zelle, deren Höhe gleich dem Umfang der Grundfläche ist, verlängert sich, wenn die Membran nach allen Richtungen gleich dehnbar ist, circa dreimal so stark als sie sich verbreitert, d. h. sie behält ihre Gestalt bei, da das Verhältniss des Durchmessers zur Höhe der Zelle derselbe bleibt; eine Zelle, deren Höhe die Hälfte des Umfangs der Grundfläche beträgt, verlängert sich nur halb so viel als jene, es verhält sich bei ihr der Dicken- zum Längenzuwachs wie 2 : 3. Ist endlich beispielsweise die Zelle dreimal so lang, als die Grundfläche Umfang hat, dann stehen Dicken- und Längenzunahme naturgemäss in dem Verhältniss wie 1 : 9. Ist die Membran der dieser Betrachtung zu Grunde gelegten cylindrischen Zelle in der Längsrichtung dehnbarer als in der Querrichtung, so wird die Verlängerung derselben mehr als dreimal grösser sein als die Dickenzunahme. Lässt man andrerseits die Dehnbarkeit der Membran in der Querrichtung beträchtlicher sein als die in der Längsrichtung, so muss eine solche Zelle Tonnenform annehmen und sich verkürzen, und die Contraction wird um so bedeutender sein, je grösser die Differenz in der Dehnbarkeit der Membran nach den genannten Richtungen ist. Ein Cylinder von 20 cm Höhe und 10 cm Durchmesser der Grundflächen würde, wenn er sich zur volumengleichen Kugel deformiren könnte, sich um 5,4 cm, d. h. um 27% seiner ursprünglichen Länge verkürzen, die Oberfläche sich dabei von 785 qcm auf 651,108 qcm verkleinern. Da nun aber eine mit Verkürzung verbundene Deformation einer cylindrischen Zelle mit fester Membran in Folge der Wirkung eines inneren Druckes nur erfolgen kann, wenn die

Digitized by Google

Seitenwand der Zelle sich dehnt, so folgt daraus, dass mit der Verkürzung der Zelle stets eine Oberflächen- und Volumvergrösserung Hand in Hand geht. Eine cylindrische Parenchymzelle kann darnach, trotzdem sie in Folge einer starken Turgorkraft ihr Volumen und ihre Oberfläche vergrössert, eine beträchtliche Verkürzung aufweisen. Zur Herstellung von geotropischen Krümmungen, wie sie uns in der Natur gewöhnlich entgegentreten, würde selten eine Verkürzung der Concavzellen von mehr als 10% nöthig sein. Je dicker ein Stengel und je steiler seine Krümmung ist, um so beträchtlicher muss naturgemäss die Verkürzung der Concavzellen sein. Sachs beobachtete beim Mais Verkürzungen von 10—25%, Noll bei *Hippuris* solche von 6—10% der gesammten Concavseite, was, da Zelltheilungen ausgeschlossen sind, eine ebenso grosse Contraction der einzelnen Zellen der Concavseite bedeutet.

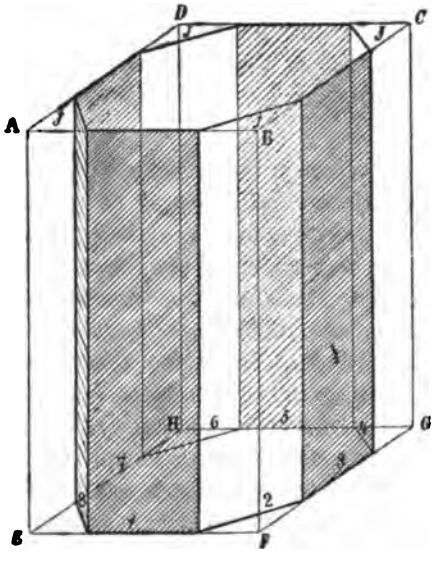
Ich nehme nun an, dass die durch den Schwerkraftreiz verursachte Turgorsteigerung in den späteren Concavzellen auf diese Weise eine Contraction hervorruft, welche an einer entsprechenden passiven Dehnung der correspondirenden Convexzellen und zur Krümmung des ganzen Organs führt. Es handelt sich hier um denselben Zug, der bei den geotropisch, heliotropisch etc. gekrümmten Pilzstielen zur rein mechanischen Dehnung, oft sogar zum Bersten und Einreissen der Gewebe der Convexseite führt. Die Hyphen der Convexseite zerreissen wie bei mechanischer Biegung und bei Knickung des Pilzstiels (Sachs); das kann man an jedem kräftig gekrümmten Pilzstrunk beobachten. Es sind überhaupt die Krümmungen der Pilzhyphenbündel von grösstem Interesse auch bei der Beurtheilung der Frage nach der Plasmawanderung und dem Verhalten der einzelnen Zellen des ganzen Gewebecomplexes, welcher an der Krümmung theilnimmt. Dasselbe Einreissen der Convexseite infolge energischer Dehnung beobachtete ich häufig bei stark gekrümmten Grasknoten. (vide Capitel 3). Dabei ist zunächst vorausgesetzt, dass die Membranen der Rindenparenchymzellen in der That jener Anforderung bezüglich der Dehnbarkeitsverhältnisse entsprechen, welche wir oben als nothwendige Bedingung für den Eintritt der Contraction an diese gestellt haben.

Ungleiche Dehnbarkeit der Zellhäute ist nun zwar eine ganz allgemeine Erscheinung, das einzig Merkwürdige hierbei würde nur sein, dass der Unterschied hier so gross ist, dass die durch die Dehnung in der Querrichtung in der Längsrichtung entstehende Verkürzung durch die gleichzeitige Dehnung in der Längsrichtung nicht aufgehoben wird.

Wie ich später anführen werde, sind wir zwar über die Dehnbarkeitsverhältnisse der Membranen von Zellen verschiedenen Alters an ein- und demselben Stengel in der Längsrichtung einigermassen unterrichtet, allein über die Dehnbarkeit der Membran ein und derselben Zelle in verschiedener Richtung wissen wir so gut wie Nichts, weil experimentell dieser Frage schwer beizukommen ist. Nun lehrt aber die Betrachtung der

Digitized by Google

anatomischen Verhältnisse der Rindenparenchymzellen eines Stengels, denen die mechanische Arbeit bei der Reizkrümmung zufällt, dass schon in Folge der gegenseitigen Verwachsung der älteren Parenchymzellen eine ungleiche Dehnbarkeit ihrer Membranen nach den verschiedenen Richtungen resultiren muss. Die im Meristem des Stengelvegetationspunktes gebildeten Parenchymzellen schliessen anfangs lückenlos aneinander. Erst bei ihrer weiteren Entwicklung entsteht zwischen ihnen das System der Intercellularräume dadurch, dass die einzelnen Zellen in Folge innerer Druckwirkungen sich abzurunden streben und da, wo sie mit ihren Längskanten mit den Nachbarzellen sich berühren, auseinanderweichen.



Eine Zelle von der Gestalt des nebenstehenden Prismas *A B C D E F G H* nimmt z. B. dabei etwa die Gestalt des kräftiger contourirten achtseitigen Prismas an. An diesem grenzen die Längswände 2 4 6 8 an die gebildeten Intercellulargänge *J J J J* und sind einfache Membranen, die Längswände 1 3 5 und 7 dagegen berühren die Nachbarzellen und sind durch Verwachsung mit deren Membranen doppelt. Aus diesem Modus der gegenseitigen Verwachsung der Parenchymzellen folgt nun ohne Weiteres, dass ihre Membran-Dehnbarkeit in der Querrichtung grösser sein muss als in der Längsrichtung. Denn während die Längsdehnung der abgebildeten Zelle durch die Streifen 1 3 5 und 7 von doppelter Wanddicke erschwert wird, ist die Erweiterung derselben durch die Dehnbarkeit der an die Intercellularen grenzenden Streifen 2 4 6 und 8 von einfacher Wanddicke erleichtert. Es ist hiernach die Existenz einer in Längs- und Querrichtung verschiedenen Dehnbarkeit der Membranen der Parenchymzellen gar nicht erforderlich; die bei der Gewebebildung entstehenden

Digitized by Google

Verwachsungen der Membranen von Nachbarzellen und die später durch Intercellularenbildung eintretende theilweise Beseitigung der Wandverwachsungen genügen vollkommen, die Contractionserscheinung der Zellen bei gesteigertem Turgor herbeizuführen. Dies lässt sich am einfachsten dadurch beweisen, dass man aus Kautschuk eine Zelle construirt, die bezüglich der Dehnbarkeitsverhältnisse obengenannte Bedingungen erfüllt, wozu es genügt, auf die Cylindermantelfläche Längsstreifen von dickerem Kautschuk aufzukitten. Beim Anblasen oder Einpressen von Wasser erweitert sich eine solche Zelle in der Aequatorgegend und verkürzt sich, wenn die Dehnbarkeit der Membran in der Längsrichtung durch die aufgeklebten Kautschukbänder unter eine bestimmte Grenze herabgedrückt wird. Die Verkürzung ist am beträchtlichsten, wenn man die beiden Grundflächen der cylindrischen Kautschukzelle durch eine Anzahl Fäden verbindet, deren Dehnbarkeit bei den angewandten Turgorkräften ein Minimum beträgt.

Eine ähnliche Verkürzung von Parenchymzellen, wie ich sie hier bei den Reizkrümmungen beobachtet und als mitwirkenden Factor erkannt habe, ist von de Vries im Jahre 1879 (Bot. Ztg. 1879. Nr. 41. p. 649 ff.) an sich contrahirenden Wurzeln von *Lappa tomentosa*, *Dipsacus sylvestris*, *Carum Carvi*, *Cynara Scolymus* etc. constatirt worden, wo sie jedoch sicher nicht durch Reize ausgelöst wird. Auch bei den Wurzelparenchymzellen ist die Contraction Folge einer Turgorsteigerung und geht Hand in Hand mit einer Vergrösserung des Querdurchmessers. Die Contraction der von de Vries untersuchten Wurzelzellen betrug in 3—5 Tagen 7,9 %, ging in den ersten Stunden der Wasseraufnahme am raschesten vor sich und dauerte oft mehrere Tage fort. Bei Rothklee und Zuckerrübe erreichte die nach Wochen vollendete Total-Verkürzung den viel höheren Grad von 10—15 %, in einzelnen Fällen sogar 20—25 % ihrer Länge (l. c. p. 651).

Die Contraction der Zellen kann nach dem Gesagten nur bei einem gewissen Verhältniss zwischen Turgorkraft und Membrandehnbarkeit vor sich gehen, woraus ohne Weiteres folgt, dass sie nur an dem Theile des durch die Schwerkraft gereizten Stengels oder sonstigen Organs sich vollziehen kann, an welchem diese Verhältnisse obwalten. Es wird sich daher von vornherein die Krümmungszone des Stengels theoretisch bestimmen lassen.

In der Zone des Maximalwachsthums hat der Turgor eine maximale Höhe erreicht, er dehnt die Zellmembranen auf's Aeusserste, jede weitere Turgorerhöhung wird in Bezug auf eine Längsdehnung der Zellmembran nicht viel mehr auszurichten vermögen, wohl aber in der Querrichtung. Die Concav-Zellen vergrössern unter dem in ihnen gesteigerten Turgor ihren Querdurchmesser und verkürzen sich.

Digitized by Google

Von dieser Zone abwärts werden die Verhältnisse zunächst noch günstiger, insofern die Dehnbarkeit der Membranen in der Längsrichtung immer kleiner wird, in der Querrichtung dagegen noch gross genug bleibt, die Contraction der Zellen zu ermöglichen. Selbst in der Region, wo das Längenwachsthum des Stengels nicht mehr durch Messung festgestellt werden kann, kann eine Contraction und demnach eine Krümmung noch von Statten gehen. Nur wenn die Dehnbarkeit der Membranen auch in der Querrichtung aufhört, ist Contraction und Krümmung unmöglich.

Oberhalb der Zone maximalen Wachsthums nimmt der Turgor allmälig nach der Stengelspitze hin ab, die Dehnbarkeit der Membran dagegen zu. Der Turgor wird bald so klein, dass er trotz Erhöhung an der Concavseite nicht genügt, eine Veränderung der daselbst gelegenen Zellen in Form und Grösse hervorzurufen. Das Organ bleibt, auch wenn es der Schwerkraftwirkung ausgesetzt wird, in dieser Region gerade. Mit anderen Worten. In der Maximalwachsthumszone ist der Turgor so gross, dass eine geringe Steigerung desselben den Krümmungsmechanismus auslöst. Oberhalb dieser Zone wird nicht nur der Turgor schwächer, sondern auch die Membran dehnbarer, beides Erscheinungen, wodurch die Krümmung erschwert oder unmöglich gemacht wird. Unterhalb der Maximalwachsthumszone wirkt hoher Turgor auf Membranen, deren Dehnbarkeit allmälig gleich 0 wird. Die Contraction der späteren Concavzellen ist hierdurch erleichtert, allein die Krümmung selbst kann nur soweit ausgeführt werden, als die Membranen der Convexseite noch durch den Longitudinalzug gedehnt werden können, welchen die Concavzellen ausüben.

Die unten mitgetheilten Versuche mit zerlegten Stengeln bestätigen die Richtigkeit der hier ausgesprochenen auf theoretischem Wege erhaltenen Sätze.

Gestützt auf plasmolytische und Beugungsversuche stellte Noll [1]) im Jahre 1888 eine von der Wortmann'schen abweichende Theorie der Reizkrümmungen auf, deren wesentlichen Inhalt ich hier kurz anführen will, da ich im zweiten Theil häufig auf dieselbe werde zu sprechen kommen. Noll nimmt auf Grund seiner Beugungsversuche besonders eine durch die Schwerkraft inducirte Steigerung der Dehnbarkeit oder Herabsetzung der Elasticität der Convexmembranen an. Der an den antagonistischen Seiten gleiche Turgor vermag die ductileren Convexmembranen mehr zu dehnen als die Concavmembranen, das Organ krümmt sich, indem die gedehnten Convexzellen die Concavzellen passiv

1) Noll, F., Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. III. Bd. 4. Heft. 1888. p. 416—533).

Digitized by Google

zusammendrücken. Plasmawanderung und damit in Causalzusammenhang stehende bevorzugte Verdickung der Concavmembranen im Sinne Wortmann's erkennt Noll nicht an. Noll's Theorie fusst in erster Linie auf seinen Beugungsversuchen mit geotropisch gereizten Stengeln, Versuchen, von deren Exactheit ich mich, wie ich im Capitel 6 dieser Abhandlung dargelegt habe, nicht überzeugen konnte. Noll rechnet wie Wortmann mit der Gleichheit des Turgors an Ober- und Unterseite des geotropisch gereizten Stengels; ich kann die Richtigkeit auch dieser Voraussetzung beider Forscher nicht bestätigen, wie im Capitel 4 ausführlich auseinandergesetzt ist.

Die Auffassung des Krümmungsmechanismus von Wortmann sowohl als auch von Noll, hat, wenn man sie genau durchdenkt, etwas an sich, was sie meiner Meinung nach von vornherein sehr unwahrscheinlich erscheinen lässt, sie macht nämlich eine fortdauernde höchst complicirte Wechselwirkung zwischen den Zellen der Ober- und Unterseite nöthig.

Nach der Wortmann'schen Vorstellungsweise würde in den beiden Zellen *a* des soeben horizontal gelegten Stengels durch den Schwerkraftreiz eine Steigerung des Plasmagehalts hervorgerufen werden; diese veranlasst in *a* eine bevorzugte Membranverdickung. Der oben und unten gleichgrosse Turgor streckt sodann die Zelle *b* mit der dünneren Membran mehr als die Zelle *a* mit der dickeren. Bei dieser Streckung wird selbstverständlich der Turgor in *b* mehr herabgesetzt als in *a*, es müssen in *b* mehr osmotische Substanzen producirt werden als in *a*, damit der Turgor t_b wieder auf die normale Höhe t steigt. In der Zelle *a* wird jedoch ein Theil der osmotischen Substanzen, der Kohlehydrate, zur Cellulosebildung verbraucht: es müssen diese heterogenen Processe nun nach Wortmann insgesammt so verlaufen, dass der Turgor in *a* und *b* immer gleichgross bleibt, denn Wortmann geht von der seiner Meinung nach thatsächlichen Voraussetzung $t_a = t_b$ aus.

Zu einem ähnlichen, vielleicht noch ungünstigeren Resultat führt die Noll'sche Vorstellungsweise. Der Schwerkraftreiz bewirkt zunächst eine vergrösserte Ductilität der Membran von *b*. Der Turgor t_b ($= t_a$) streckt die Zelle *b* mehr, als der gleichgrosse Turgor t_a die Zelle *a*, die Zelle *a* verringert dabei ihren Turgor mehr als *a*. Die Zelle *a* soll nach Noll (p. 528—29) an Wassermangel [1]) leiden, ein Mangel, der entstehen

1) Diese Idee Noll's muss ich als vollkommen unhaltbar bezeichnen. Ein starker Wasserverbrauch auf der Unterseite würde niemals einen Wassermangel auf der Oberseite veranlassen können. Die in Frage kommenden Parenchymzellen schöpfen ihr Wasser selbstverständlich aus den nächsten Gefässen, welche ja eben deshalb im Stengel in radiärer Anordnung vertheilt sind, dass von ihnen aus auf kürzestem Wege der Wasserversorgung ihrer Umgebung von Statten gehen kann. Der Wasserbezug von oben her ist daher gänzlich ausgeschlossen und würde es sogar gewiss sein, wenn

Digitized by Google

soll durch den starken Wasserverbrauch an der Convexseite. Da die Zelle *a* nun ausserdem fortwährend Wasser durch Transpiration verliert, so müsste die Concentration des Zellsaftes resp. der Gehalt desselben an osmotisch wirksamen Substanzen steigen, was ich in der That finde, von Noll ebenso wie von Wortmann jedoch in Abrede gestellt wurde. Soll der Turgor t_a immer wieder gleich t_b werden, so ist man gezwungen, anzunehmen, dass in *b* fortdauernd gerade soviel osmotische Substanz neu erzeugt wird, dass t_b auf t_a gehoben wird. Einfacher und vor allen Dingen den thatsächlichen Befunden mehr entsprechend ist meine Hypothese, welche von der Thatsache $t_a > t_b$, die man vom Beginn der Krümmung an constatiren kann; der Gravitationsreiz steigert sofort nach dem Umlegen des Stengels den Kohlehydratgehalt der Zelle *a*, dieselbe contrahirt sich, gleichviel ob ihre Membran dabei ihre Fläche vergrössert oder nicht. Die gegenüberliegende Zelle *b* wird dadurch passiv gedehnt, wobei ihr Turgor sinkt. Dadurch wird die Differenz zwischen t_a und t_b nur noch grösser und für den weiteren Verlauf des Krümmungsprocesses günstiger. Auch die Zelle *b* wird weiter osmotische Substanz produciren, immer aber bleibt Zelle *a* bezüglich des Turgors im Uebergewicht, selbst wenn nachträglich eine geringe Turgordehnung ihrer Zellwand eingetreten ist.

Eine so verwickelte Wechselbeziehung zwischen Ober- und Unterseite, wie sie nach Wortmann und Noll während des Krümmungsprocesses stattfinden müsste, fordert meine Anschauung nicht, ein Vorzug, der mit den oben gekennzeichneten nur zu ihren Gunsten sprechen kann.

Capitel I.

Ueber die Lage der Reizkrümmungen vielzelliger Organe.

Ueber die Lage der Krümmung an wachsenden Organen gehen die Meinungen der Physiologen weit auseinander. So sagt z. B. Wiesner in seinem Lehrbuch: »Die geotropischen Krümmungen vollziehen sich in der wachsenden Region des betreffenden Organs und zwar jeweils in jener Zone, in welcher das stärkste Längenwachsthum stattfindet, weshalb es von vornherein sehr wahrscheinlich ist, dass die Schwerkraft auf die wachsende Region wirke.«

Pfeffer[1]) drückt sich ziemlich vorsichtig darüber aus: »In wachsenden Organen fällt die ansehnlichste geotropische und heliotropische Krümmungsfähigkeit vielfach in die Zone der schnellsten Zuwachs-

---

wasserzuleitende Gefässe fehlten; auch dann ist eher anzunehmen, dass die links und rechts im horizontalliegenden Stengel angrenzenden Zellen den an der Krümmung betheiligten den Wasservorrath liefern.

1) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Bd. II. p. 311.

Digitized by Google

bewegung«. Dieser Ausspruch basirt vorwiegend auf den Befunden von Sachs[1]), Frank[2]) und H. Müller[3]). Als Ausnahmen werden hervorgehoben die negativ heliotropischen Krümmungen der Stengel von *Tropaeolum* etc., bei denen die Krümmung in eine ältere, aber noch wachsende Region fällt, während die positiv heliotropische Krümmung derselben Objecte in jüngeren, schnell wachsenden Partien von Statten geht. Während nach Müller in den Stengeln von *Tropaeolum* etc. nicht alle wachsenden Partien an der heliotropischen Bewegung betheiligt sind, nimmt nach Sachs in *Wurzeln* und *Stengeln* die ganze wachsende Zone an der Krümmung Theil. Man sieht, dass über diesen Punkt nichts weniger als Klarheit herrscht, weshalb ich ihm meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt habe.

Wer sich eingehender mit Reizkrümmungen beschäftigt hat, wird sich sofort sagen, dass so allgemein über die Lage der Krümmung überhaupt Nichts festgestellt werden kann. Es ist eine unmittelbare Folge davon, dass die Schwerkraft in senkrechter Richtung auf den horizontal liegenden Stengel wirkt, dass die Krümmung an letzterem basalwärts fortwandert; da, wo sie schliesslich bleibend wird, entsteht sie nicht, sondern weiter nach der Stengel-Spitze zu. Zeichnet man die aufeinander folgenden Phasen eines sich geotropisch krümmenden Stengels, so erhält man Bilder, wie sie in den Figuren *A* und *B* der Tafel I wiedergegeben sind.

In Fig. *A* sind die aufeinanderfolgenden Phasen eines sich geotropisch aufrichtenden *Pisum*-Stengels abgebildet. Im vorletzten Internodium II sind die 2 mm von einander entfernten Marken mit den arabischen Ziffern 1—17 bezeichnet. Die Zone des Wachsthumsmaximums ist schraffirt und mit *M* bezeichnet, sie liegt zwischen den Marken 15—17. Da befindet sich, wie man aus dem zweiten Stadium *B* derselben Figur ersieht, 30 Minuten nach dem Horizontallegen, etwa die stärkste Krümmung (7 Uhr). In der Phase *C* (10 Uhr 30 Min.) ist der kleinste Krümmungsradius bereits zwischen den Marken 6—13 gelegen, bei *D* endlich zwischen 1—7 u. s. f. Das Wachsthumsmaximum bleibt immer dicht am oberen Ende des Internodiums II liegen, um dann später, nachdem jedoch die Verticalstellung bereits erreicht ist, in das Internodium I überzugehen.

Sehr instructiv ist auch die Figur *B* der Tafel I, welche in etwas verkleinertem Maassstabe die aufeinanderfolgenden Krümmungsphasen eines Sprosses derselben Pflanze wiedergiebt. In I liegt das Wachsthumsmaximum zwischen 14—16 (*M*), und ebenda sieht man in II auch die stärkste Krümmung auftreten, freilich schon mit der Tendenz, nach rechts fortzugreifen. In III liegt sie etwa zwischen 13 und 15, in IV zwischen

---

1) Sachs, J., Flora 1873. p. 327 ff.
2) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868.
3) Müller, H., Flora 1876. p. 69 etc.

Digitized by Google

11 und 13, in V zwischen 10 und 12, in VI zwischen 8 und 10, in VII zwischen 5 und 8, in VIII zwischen 4 und 7, während die Zone maximalen Wachsthums in VIII da liegt, wo die mit *M* benannte Klammer angegeben ist.

Diese beiden aus einer grossen Zahl zur Verfügung stehender herausgegriffenen Beispiele lassen es unzweifelhaft erscheinen, dass die Krümmung da anhebt, wo das Wachsthumsmaximum des Stengels sich befindet, sich aber sofort nach der Stengelbasis hin verschiebt, um diese Wanderung fortzusetzen bis zu den Querzonen, in denen das Wachsthum eben im Erlöschen begriffen ist.

In Figur *C* ist der Gipfel eines geotropisch aufgerichteten Stengels von *Vicia Faba* skizzirt (nach der Natur), an welchem die I. Zone stärkster Krümmung zwischen *a* und *b*, die II. Zone zwischen *c* und *d* gelegen war, wogegen am Schluss des ganzen Krümmungsvorganges zwischen *e* und *f* die stärkste Krümmung (III) zu finden ist und daselbst für immer verbleibt.

Dass sich die Krümmung auch auf Theile des Stengels erstreckt, an denen ein Wachsthum nicht mehr zu constatiren ist, lehrt ein Blick auf die Fig. *M* der Taf. II. Der beobachtete *Pisum*-Stengel wurde mit 2 mm-Marken versehen und horizontal gelegt. Längenwachsthum überhaupt fand statt innerhalb des ganzen Gipfelstückes bis zu der Stelle hinab, wo der mit *WW* bezeichnete Pfeil endet. Die Klammer *WM* bezeichnet die Region des maximalen Wachsthums, die Klammer $Z = o$ dagegen umfasst denjenigen basalen Theil des Stengels, an welchem das Verbleiben der Marken in constantem 2 mm-Abstand auf der Concavseite das Fehlen jeden Wachsthums anzeigte. Trotzdem lag nun am Schluss des Krümmungsprocesses die stärkste Krümmung mit dem Krümmungsradius = 30 mm gerade innerhalb dieser mit $Z = o$ eingeklammerten Stengelpartie. Dieselbe Erscheinung liessen alle darauf hin untersuchten Stengel deutlich erkennen, z. B. die in den Fig. *A*, *B* und *D* Taf. I beim weiteren Verlauf der Krümmung.

Im Grossen und Ganzen habe ich an allen von mir untersuchten Stengeln die oben ausgesprochenen Sätze bestätigt gefunden; nur mitunter liegt die erste sichtbare Krümmung etwas unterhalb der Zone des Maximalwachsthums, allein es ist nicht ausgeschlossen, dass diese Abweichung in der Schwierigkeit ihre Erklärung findet, mit welcher der Ort einer beginnenden Krümmung zu bestimmen ist. Wenn z. B. in der Figur *D* auf Tafel I die Zone maximalen Zuwachses bei *WM* liegt, die erste Krümmung aber sichtbar wurde da, wo die Pfeilspitze den Stengel berührt, also weiter abwärts, so kann diese Abweichung in dem erwähnten Beobachtungsfehler ihren Grund haben.

Digitized by Google

Wenn H. Müller seiner Zeit beim Stengel von *Valeriana officinalis* wie bei negativ heliotropischen Wurzeln von *Monstera Lennea* und *Chlorophytum* die grösste heliotropische Krümmung mit der grössten mittleren Wachsthumsschnelligkeit zusammenfallend fand, wie seine hier wiedergegebene Tabelle veranschaulicht, so kann dies nichts weiter aussagen, als dass er die Coincidenz des Ausgangspunktes der Krümmung mit dem Wachsthumsmaximum constatirte.

Zuwachs pro 20 mm auf der Lichseite	0,5	0,7	1,0	1,0	0,9	0,6	0,4	0,1.
Zuwachs pro 20 mm auf der Schattenseite	0,7	1,1	1,7	1,9	1,6	1,1	0,7	0,3.
Differenz	0,2	0,4	0,7	**0,9**	0,7	0,5	9,3	0,2.
Mittlere Wachsthumsschnelligkeit	0,6	0,9	1,35	**1,45**	1,25	0,85	0,55	0,2.

Die basipetale Wanderung der Krümmung am Stengel lässt sich auch leicht zahlengemäss darstellen, wenn man die Krümmungsradien der aufeinanderfolgenden Internodien während des Verlaufs der ganzen Krümmung zusammenstellt. Aus den vorzüglich von v. Sachs[1]) gezeichneten Krümmungscurven ergeben sich folgende instructive Tabellen:

Tafel I. Versuchspflanze: *Dipsacus Fullonum.*

Internodium:	III. (unten)	II.	I. (oben)		
Krümmungsradien in cm	29	15	∞	III.	Krümmungsphase.
	48	27	**16**	II.	
	51	45	**25**	I.	

Die kleinsten Krümmungsradien jeder Phase sind durch Fettdruck hervorgehoben. In der I. Phase liegt der kleinste Krümmungsradius, also die intensivste Krümmung, im obersten Internodium, wo er auch während der zweiten verharrt, aber er nimmt ab von 25 cm zu 16 cm. In der III. Phase liegt er in Internodium II.

Tafel III. Versuchspflanze: *Cephalaria procera.*

Internodium:	V. (unten)	IV.	III.	II.	I. (oben)		
Krümmungsradien in cm	∞	10	16,5	∞	∞	III.	Krümmungsphase.
	∞	40	27	**21**	**20**	II.	
	∞	51	46	**36**	**26**	I.	

In Krümmungsphase I liegt der kleinste Krümmungsradius im I. (obersten) Internodium, in Krümmungsphase II im I. und II. Internodium und ist von 26 auf 20, 21 herabgesunken; während der dritten Phase endlich ist er im IV. Internodium zu finden, wo er nur noch 10 cm beträgt.

---

1) Sachs, J., Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. III. Heft IV. XXVI. Erklärungen der diesem Heft beiliegenden Tafeln I bis VII.

Digitized by Google

Tafel IV. Versuchspflanze: *Cephalaria procera.*

Internodium:	V. (unten)	IV.	III.	II.	I. (oben)		
Krümmungsradien in cm	7		∞	∞	∞	III.	Krümmungsphase.
	46	18	15	18	17	II.	
	47	40	30	21	16	I.	

Tafel V. Versuchspflanze: *Allium atropurpureum.*

Zone:	V. (unten)	IV.	III.	II.	I. (oben)		
Krümmungsradien in cm	∞	37	13	26	—20.—25	III.	Krümmungsphase.
	∞	56	25	18	26	II.	
	∞	56	43	37	46	I.	

Auch folgende sieben Tabellen, welche ich aus den Messungen an mit Theilstrichen versehenen Keimstengeln von *Pisum sativum* erhielt, lassen deutlich erkennen, wie das Krümmungsmaximum nur selten mit dem Wachsthumsmaximum coincidirt. Fast immer liegt die stärkste Krümmung weiter basalwärts am Stengel und es geht aus der Gesammtheit der Versuche unzweifelhaft hervor, dass das Krümmungsmaximum eine rückläufige Bewegung am Stengel macht.

Versuch **a.**

Object: *Pisum sativum.* Keimstengel.
(Ursprünglicher Abstand der Marken 1 cm.)

	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten 1—2	0	0	0	0
2—3	0	0	0	0
3—4	0	0	0	0
4—5	0	0	0	0
5—6	0,20	0,20	0	0,20
6—7	—0,75	0	—0,75	—0,37
oben 7—8	—0,25	0	—0,25	—0,12
8—9	0	1	1	0,5
9—10	1,75	2	0,25	1,87
10—11	2	2,25	0,25	2,12.

Versuch **b.**

Object: *Pisum sativum.* Keimstengel.
(Ursprünglicher Abstand der Marken 1 cm.)

	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten 1—2	0	9	0	0
2—3	0	0	0	0
3—4	0	0	0	0
4—5	0	1,25	1,25	0,62
5—6	0	1	1	0,50
6—7	2,75	3,25	0,5	3
7—8	4,5	4,75	0,25	4,62
8—9	4	4,20	0,20	4,10.

Digitized by Google

Versuch c. Object: *Pisum sativum.* Keimstengel.
(Ursprünglicher Abstand der Marken 5 mm.)

	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten 1—2	0	0	0	0
2—3	0	0	0	0
3—4	0	0	0	0
4—5	0	0,25	0,25	0,12
5—6	—0,25	0	—0,25	—0,12
6—7	0	0	9	0
7—8	0	0,25	0,25	0,12
8—9	—0,5	0	—0,50	—0,25
9—10	0	0,25	0,25	0,12
10—11	0	0	0	0
11—12	0,75	1	0,25	0,87
oben 12—13	1,50	1,50	0	1,50.

Versuch d. Object: *Pisum sativum.* Keimstengel.
(Ursprünglicher Abstand der Marken 1 cm.)

	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten 1—2	0	0	0	0
2—3	0	0	0	0
3—4	0	0	0	0
4—5	0	0	0	0
5—6	0	0,75	0,75	0,37
6—7	—0,25	0	0,25	0,12
7—8	0	0,75	0,75	0,37
8—9	—0,75	0	—0,75	0,37
9—10	0,75	1,5	0,75	1,12
oben 10—11	4	5	1	4,50.

Versuch e. Object: *Pisum sativum.* Keimstengel.
(Ursprünglicher Abstand der Marken 5 mm.)

	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten 1—2	0	0	0	0
2—3	0	0	0	0
3—4	0	0	0	0
4—5	0	0	0	0
5—6	0	0	0	0
6—7	0	0,25	0,25	0,12
7—8	0,50	1	0,50	0,75
8—9	0,75	0,75	0	0,75
9—10	0,50	0,75	0,25	0,67
10—11	0,25	0,25	0	0,25
11—12	0,25	0,50	0,25	0,37
12—13	0,25	0,50	0,25	0,37
13—14	0,25	0,50	0,25	0,37
oben 14—15	0,50	0,50	0	0,50.

Digitized by Google

Versuch f.

Object: *Pisum sativum*. Keimstengel.

(Ursprünglicher Abstand der Marken 2 mm.)

	mm	Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten I.	5×2	0	0	0	0
II.	»	0	1,5	1,5	0,75
III.	»	3,75	4	0,25	3,87
IV.	»	8,50	9	0,50	8,75.

Versuch g.

Object wie oben.

(Ursprünglicher Abstand zwischen den Marken 4 mm.)

		Zuwachs auf der Concav-	Convex-Seite	Differenz	mittlerer Zuwachs
unten	1—2	0,75	1	0,25	0,87
	2—3	0,75	1,5	0,75	1,12
	3—4	1,5	2	0,50	1,75
	4—5	1,5	2	0,50	1,75
	5—6	3	3	0	3
	6—7	3,50	3,75	0,25	3,62
oben	7—8	2	2,5	0,50	2,25.

Die Zahlen sprechen nach dem oben Gesagten von selbst. Noch deutlicher als bei den Sachs'schen Zahlen tritt die acrofugale Wanderung der Krümmung hervor, wenn man Versuchsstengel, wie ich gethan, in Abschnitte theilt, welche kürzer als die Internodien sind, weil bei einigermassen langen Internodien die Krümmungsradien innerhalb jedes einzelnen Internodiums zu sehr variiren.

Eine Krümmung, welche in der Nähe des Sprossgipfels entsteht, wird durch die successive Theilnahme weiter nach der Basis gelegener Sprosstheile an der Krümmung mehr und mehr in die Richtung der Schwerkraftwirkung gehoben, damit mehr und mehr die weitere Schwerkraftwirkung verkleinert. Die Gravitation wirkt mit anderen Worten um so länger ungehindert auf einen Stengelabschnitt, je weiter derselbe von dem Sprossgipfel entfernt ist. Der Verlauf der Krümmung würde, wenn Nachwirkungen nicht existirten, wenn ferner alle Theile des Stengels in gleichem Grade empfindlich gegen die Schwerkraft wären und wenn einmal gereizte Partien nicht von Neuem bei veränderter Lage im Raume in verändertem Maasse gereizt würden, der sein, welchen das Curvensystem 1, 2, 3, 4, 5 etc. der Fig. *E* Tafel I zur Anschauung bringt. Beachten wir zunächst, dass ceteris paribus die spitzenwärts gelegenen Stengelpartieen weiter von der Schwerkraft beeinflusst werden, so ergiebt sich ein Curvensystem I, II, III, IV, V etc.; führen wir endlich auch noch die thatsächlich sich geltend machenden Nachwirkungen in die Construction ein, welche mit der Dauer der Einwirkung der Schwerkraft

Digitized by Google

wachsen, so entsteht eine Folge von Krümmungen, welche das System *A*, *B*, *C*, *D*—*J* illustrirt. Doch auch diese Linien decken sich noch nicht vollkommen mit denen, welche geotropisch sich krümmende Stengel durchlaufen, weil bei ihnen noch eine überall gleichgrosse Empfindlichkeit des Stengels gegen die Gravitation vorausgesetzt ist, was möglicherweise nicht der Fall ist. Es wird daher vorerst die wichtige Frage zu beantworten sein, ob innerhalb der krümmungsfähigen Zone eines Stengels überall die gleiche Reactionsfähigkeit gegen die Schwerkraft vorhanden ist oder nicht.

Ehe ich zu diesem Theil meiner Untersuchungen übergehe, verweise ich noch auf die Figuren der Tafel V, welche den Verlauf des gesammten Krümmungsprocesses verschiedener Pflanzenstengel darstellen und durch den Vergleich mit obigen unter bestimmten theoretischen Voraussetzungen construirten Curven Fig. *E* Tafel I in mancher Beziehung bezüglich ihrer Genesis unserem Verständniss näher gebracht werden.

Fig. *A* Tafel V stellt den Verlauf der Krümmung des Blüthenschaftes von *Allium atropurpureum* (nach Sachs) dar, Fig. *B* des Blüthenschaftes von *Taraxacum officinale*, Fig. *C* den eines Zweiges von *Syringa vulgaris*.

Im Allgemeinen ist *A* das Bild des Krümmungsvorganges eines gegen die Schwerkraft sehr empfindlichen und sich rasch krümmenden Pflanzenorgans. Hier ist die Wirkung der Gravitation so gross, dass starke Nachwirkungen entstehen, welche das charakteristische Ueberneigen des betreffenden Organs bewirken. Ausserdem schreitet die Schwerkraftwirkung rasch vorwärts, so dass die Hebung des Gipfels durch die Aufrichtung aufeinanderfolgender basaler Theile in kurzer Zeit erfolgt. Gleich prompt erfolgt auch die Wiederaufrichtung der Partie *g h* in die Richtung *i k* und *m n*, bis endlich die directe Reizwirkung und die Nachwirkung so klein geworden, dass die Senkrechtstellung erreicht werden kann. Dieser Krümmungsmodus entspricht dem Curvensystem *A*, *B*, *C*, *D* u. s. f. der Figur *E* Tafel I.

In Fig. *B* liegt der Fall vor, dass die Zurückkrümmung nur schwach eintritt, die Empfindlichkeit des Organs ist geringer, die Nachwirkungen betheiligen sich in untergeordnetem Maasse. Dieser Fall schliesst sich eng an das von mir construirte Curvensystem I, II, III, IV u. s. f. der obigen Figur an.

Die Fig. *C* endlich zeigt den Verlauf der geotropischen Krümmung eines *Syringa*-Zweiges; hier ist die Ueberneigung überhaupt nicht vorhanden, weil die Nachwirkungen fast fehlen, wie ich in der That bei der daraufbezüglichen Prüfung ermitteln konnte. Die Krümmung schreitet langsam acrofugal weiter und hebt den sich allmälig gerade streckenden Gipfel empor. Auch hier kann man eine deutliche Annäherung an das Curvensystem I, II, III, IV etc. nicht verkennen.

Digitized by Google

Der einfachste Weg schien mir der zu sein, die wachsende und durch vorherige Markirung auf die Lage des Maximalwachsthum untersuchte Region des Stengels in gleichlange Abschnitte zu zerlegen, alle am basalen Ende in horizontaler Lage zu befestigen und der Schwerkraftwirkung gleich lange zu überlassen. Je kürzer diese Abschnitte sind, um so präciser musste die Antwort ausfallen; allein mit der Kleinheit der Stengeltheile wächst, wie sich zeigte, die Schwierigkeit, die Grösse der Krümmung zu messen, weshalb ich es vorzog, die Länge der Stengelstücke je nach der Versuchspflanze nicht unter ein durch Erfahrung bestimmtes Minimum sinken zu lassen, bei *Pisum sativum* wählte ich Längen von 20—30 mm., bei *Syringa vulgaris* von 40—60 mm., bei *Leontodon Taraxacum* von 60—80 mm. etc.

Die Stengelstücke wurden auf feuchte Torfwürfel unter feuchter Glocke im Dunklen horizontal gelegt und am Ende der Versuchsdauer die Krümmungen der einzelnen Stücke gezeichnet.

Es ergab sich nun aus allen Versuchen, dass dasjenige Stengelstück während der Beobachtungszeit sich am stärksten krümmt, welches die Zone stärksten Wachsthums enthält. Lag letztere im ersten Stengelstück, so war dieses am intensivsten gekrümmt, lag es im zweiten, das zweite Stück. Sowohl nach der Stengelspitze als nach der Basis zu war die Krümmung schwächer und ward allmälig = 0.

Der erste Fall ist, wenn man die Stengel in Stücke von der oben angegebenen Länge zerlegt, der häufigere und wird illustrirt durch die Figuren *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *I*, Tafel II. Die Stengelstücke sind von der Spitze her beziffert und immer hat sich das Gipfelstück I oder 1 am höchsten mit dem linken Ende erhoben, ist also am stärksten gekrümmt. In den Figuren *C*, *F*, *G* und *H* ist der zweite Stengelabschnitt II oder 2 am intensivsten gekrümmt, immer verriethen dann die aufgezeichneten Marken, dass auch das Wachsthumsmaximum in diesen Abschnitten lag.

Aus der Gesammtheit der Versuche ergab sich etwa Folgendes:

Die grösste Krümmungsfähigkeit liegt am Stengel in der Zone der schnellsten Zuwachsbewegung. Je weiter ein Stengelstück von der Zone der schnellsten Zuwachsbewegung entfernt ist, um so schwächer ist seine Reactionsfähigkeit gegen den Schwerkraftreiz.

Während letztere aber acropetal fortwandert, schlägt am intacten Stengel das Krümmungsmaximum den entgegengesetzten Weg ein. Zerlegt man jedoch den Stengel in Theile, so verbleibt, wenn diese alle gleichmässig horizontal gelegt werden, das Krümmungsmaximum in demjenigen Abschnitte, der die Zone des Wachsthumsmaximum beherbergt. Nur dadurch, dass am intacten Stengel die spitzenwärts gelegenen Theile durch die Krümmung der basalen gehoben und in für die Wirkung des Gravitationsreizes ungünstigere Stellung gebracht werden und schliesslich in Stellungen kommen, in welchen ihre Krümmung

Digitized by Google

durch die Schwerkraft abgeflacht und vollkommen beseitigt wird, während auf die basalen Theile die Schwerkraft unausgesetzt fortwirkt, nur dadurch kommt eine Wanderung des Krümmungsmaximums nach der Stengelbasis hin zu Stande.

Hätten beispielsweise die oberen Stengeltheile die volle Schwerkraftwirkung erfahren und fiele deren spätere Abflachung weg, so würde der Stengel von *Leontodon* in Figur *D* Tafel II die Form *α* zeitlebens beibehalten, der Krümmungsradius würde im Theile I′ immer 50—80 mm betragen, im Theile II′ 90 mm, im Theile III 170 mm, eine Verschiebung des Krümmungsmaximums könnte nicht eintreten.

Potentiell besitzt der am intensivsten wachsende Stengeltheil auch die stärkste Krümmungsfähigkeit, allein der Schwerkraftreiz kommt auf diesen Theil nicht zur vollen Wirkung, er sucht später die erzeugte Krümmung selbst wieder auszugleichen oder gar in eine entgegengesetzt gerichtete zu verwandeln, während die abwärts liegenden Stengeltheile, von Haus aus weniger reactionsfähig gegen die Schwerkraft, unausgesetzt deren mehr oder weniger volle Wirkung erfahren und auf diese Weise Krümmungen ausführen, welche die inzwischen verminderten der spitzenwärts gelegenen Theile übertreffen. Am Ende des ganzen Krümmungsvorganges weist z. B. ein *Pisum*-Stengel Verhältnisse auf, wie wir sie an der Figur *K* Tafel II wiedergegeben haben. Die Krümmungsradien nehmen von oben nach unten allmälig ab: 190, 190, 80, 60, 50, 25 mm. Wo zuerst die stärkste Krümmung lag, in der Region des Wachsthumsmaximums *WM* ist der Krümmungsradius jetzt 190 mm, am intensivsten ist die Krümmung in der Region, wo das Wachsthum im Erlöschen begriffen ist; sie reicht sogar in Stengelpartieen hinein, an denen man durch genaueste Messung einen Zuwachs nicht mehr zu constatiren vermag (*x* in Figur *K*).

Von einer festen Lage der Maximalkrümmung, von welcher man bisher häufig noch sprach, kann demnach nur insoweit noch die Rede sein, dass die erste und letzte Lage, Abgangs- und Endstation des Krümmungsmaximums, eine bestimmte ist; der Weg von jener zu dieser wird mit mehr oder minder grosser Geschwindigkeit zurückgelegt. Wie die oben herangezogenen Abbildungen veranschaulichen auch die Tabellen auf p. 14—17 diese Erscheinung.

Aus den Versuchen mit intacten und zerlegten Stengeln ergeben sich jedoch noch eine Reihe anderer wichtiger Schlüsse:

1. Längenwachsthum und geotropische Empfindlichkeit sind voneinander insofern unabhängig, als auch Stengeltheile ohne nachweisbares Längenwachsthum sich geotropisch zu krümmen vermögen.

Die Endkrümmung der Stengel erstreckt sich regelmässig über Stengelpartieen, an denen man einen Zuwachs nicht mehr constatiren kann. In

Digitized by Google

Fig. *A* Taf. I geht die Endkrümmung noch ein Stück unter die Klammer, welche das Stengelstück einfasst, an dem aufgezeichnete Marken sich nicht mehr verlängerten. Dasselbe ist in Fig. *B* Taf. I und in Fig. *K* Taf. II der Fall. Bei sehr empfindlichen Stengelorganen ist während der relativ kurzen Zeit des Krümmungsprocesses überhaupt ein Längenwachsthum häufig nicht zu bemerken, woraus ebenfalls folgt, dass Reizkrümmungen ohne Längenwachsthum sich vollziehen können. Die geotropische Empfindlichkeit hängt demnach nicht vom Längenwachsthum ab, sondern vom Verhältniss des Turgors zur Membrandehnbarkeit. Ist der Turgor der Rindenparenchymzellen noch so gross, dass er durch den Schwerkraftreiz auf der Stengeloberseite in dem Maasse gesteigert werden kann, als es zur Contraction der Concavzellen nöthig ist, und sind die Concavmembranen noch so dehnbar, dass sie dem von oben her bewirkten Zuge nachgeben können, so kommt die Krümmung zu Stande. Wir sind über die Vertheilung sowohl der elastischen Dehnbarkeit der Membranen als über die des Turgors am Pflanzenstengel im Allgemeinen soweit unterrichtet, dass wir wissen, dass die Dehnbarkeit der Membranen von der Stengelspitze nach der Stengelbasis zu allmälig abnimmt, der Turgor dagegen erst plötzlich, dann allmälig von oben nach unten zunimmt, in der Zone stärksten Wachsthums das Maximum erreicht, um von da am Stengel abwärts auf gleicher Höhe zu bleiben.

Es kommt auch der entgegengesetzte Fall vor, dass noch in Längenwachsthum begriffene Stengelinternodien durch Schwerkraft nicht gereizt werden. Dies gilt z. B. von *Tradescantia discolor*. Bei dieser Pflanze ist die Reizempfindlichkeit in den basalen Internodiumstücken, welche von den Blattscheiden eingehüllt sind, localisirt; die relativ langen Stengeltheile dazwischen wachsen, wie aufgetragene Marken beweisen, nicht in die Länge, das Wachsthum ist sehr bald wie die Reizempfänglichkeit auf die Basaltheile der Internodien beschränkt. Nun konnte ich aber nachweisen, dass der dritte Knoten von oben her noch um über 2 mm sich verlängerte, ohne auf den Gravitationsreiz nach Verlauf von drei Tagen reagirt zu haben. Im zweiten Knoten war dabei die Stengelspitze senkrecht aufwärts gerichtet. Es liegt hier also der Fall vor, dass ein Stengelstück trotz lebhaften Wachsthums nicht fähig ist, eine geotropische Krümmung auszuführen.

2. Da sich am zerlegten Stengel die unteren Theile auch bei andauernder Schwerkraftwirkung auffallend weniger krümmen, als es ceteris paribus die analogen Theile am intacten thun, so muss man eine Reizzuleitung von oben her annehmen. An und für sich noch reizbare Stengelpartieen erhalten von weiter oben liegenden Theilen des Stengels einen Reiz zugeleitet. Jede Stengelpartie besitzt daher eine directe und eine indirecte geotropische Empfindlichkeit; beide werden sich

Digitized by Google

summiren. Verhindert man durch Einschneiden des Stengels die Zuleitung, so bleibt der Effect der directen Reizung übrig. Von zwölf nahezu gleichen Keimpflanzen von *Pisum sativum* wurden sechs in der Mitte des zweiten Internodiums von oben her zur Hälfte eingeschnitten und mit sechs intacten gleichartig horizontal gelegt. Es zeigte sich, dass sämmtliche eingeschnittene Objecte in der Krümmung um etwa 50% zurückblieben. In Fig. *L* Taf. II ist *a b* die Anfangslage der beiden Stengel *a* und *b*, $a_{'}$ die Form des intacten Stengels nach 2 Stunden 50 Min., $a_{''}$ nach 16 Stunden 20 Min., $b_{'}$ diejenige des eingeschnittenen Stengels nach 2 Stunden 50 Min., $b_{''}$ nach 16 Stunden 20 Min., *x* ist die Stelle der Einkerbung. Der intacte Stengel führt im Allgemeinen in derselben Zeit stärkere Krümmungen aus als der eingeschnittene oder der in Stücke zerlegte. Es heben die Schnitte eben die Continuation der Gewebe auf, die Fortleitung des Reizes von oben nach unten ist erschwert beziehentlich beinahe ganz aufgehoben. In der That ergeben viele Versuche das zuletzt erwähnte Resultat, aber nicht alle, wofür ich vor der Hand den Grund in der Verlangsamung der Bewegung durch das Gewicht des Gipfeltheils suche. Bei den zerlegten Stengeln ist, soweit ich diesen Punkt bis jetzt beurtheilen kann, die Krümmung, welche man durch Zusammensetzung der einzelnen gekrümmten Stücke, deshalb intensiver als die des entsprechenden intacten Stengels, weil die der Bewegung entgegenwirkende Schwere des gipfelwärts gelegenen Stengelstücks fehlt. Bei den Versuchen mit nur eingeschnittenen Stengeln war, weil hier die Belastung immer dieselbe blieb, auch stets die Krümmung des intacten Stengels im Vorsprung. In Fig. *K* Taf. IV ist z. B. ein zerlegter *Pisum*-Stengel und ein intacter abgebildet, die gleichlange der Schwerkraftwirkung ausgesetzt waren. Setzt man die einzelnen Theile des zerlegten zusammen, so erhält man die Curve *s*, gegen welche die vom intacten Stengel beschriebene *i* entschieden im Rückstand ist.

Keine Pflanze stellte ein so interessantes Versuchsobject dar, als die schon erwähnte *Tradescantia*. Schon ein Blick auf ein grösseres Exemplar dieses Gewächses mit seinen herabhängenden schlanken, in der Spitzengegend aber aufgerichteten Stengeln lehrt, dass man es mit einer Pflanze zu thun hat, deren Krümmungen hauptsächlich in den Knoten [1]) ausgeführt werden, wie bei den Gräsern. Ich legte mir nun zunächst die Frage vor, ob die Internodien überhaupt keine geotropische Krümmungsfähigkeit besitzen?

---

1) Ich bezeichne hier als Knoten die basale Partie jedes Internodiums, welche sich durch langdauernde Wachsthumsfähigkeit auszeichnet, äusserlich aber gegen die nicht mehr wachsende das Internodium nach oben fortsetzende Partie, in Folgendem kurz Internodium genannt, nicht abgegrenzt ist und von der häutigen Blattscheide eingehüllt wird.

Digitized by Google

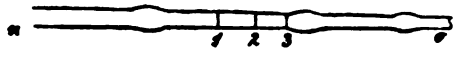
Versuch. Ein Stengel wurde horizontal gelegt und der dritte Knoten von oben her so befestigt, dass er sich nicht krümmen konnte; das darüberliegende zweite Internodium lag vollkommen horizontal, blieb aber 2—3 Tage lang vollkommen gerade und horizontal. Befreite ich das Gelenk von seiner Fessel, so wurde die Krümmung in ihr sehr rasch in kaum 15 Min. bis zur Verticalstellung des Sprossgipfels ausgeführt.

Versuch. Ein ebenso behandelter Stengel wurde mit 2 mm Marken versehen. Es ergab sich, dass die Internodien auch bei langandauernder Horizontallagerung nicht sich geotropisch zu krümmen vermochten. Dieser Versuch wurde ein Dutzend mal mit gleichem Resultat wiederholt.

Tradescantia-Internodien (im obengedeuteten Sinne) sind unfähig sich geotropisch zu krümmen. Krümmungsfähig und wachsthumsfähig allein bleiben lange Zeit hindurch die grasknotenähnlichen Basaltheile.

Die Frage musste nun weiter von grossem Interesse sein, ob die krümmungsunfähigen Internodien von *Tradescantia* den anderswo wirkenden Reiz zu leiten im Stande sind. Es gelang mir nun zunächst zu constatiren, dass ein krümmungsfähiger Knoten auf den Schwerkraftreiz nicht mehr reagirt, wenn man das darüberliegende Stengelstück abschneidet, während dieser Knoten sich gekrümmt haben würde, wenn er die Stengel-Spitze noch getragen hätte. Mit anderen Worten, der betreffende Knoten krümmt sich nur in normaler Weise, wenn ihm der Reiz von oben her zugeleitet wird. Es ergiebt sich aus dieser Erscheinung aber weiter, dass die Internodien von Tradescantia, da sie den Schwerkraftreiz fortzuleiten im Stande sind, ihn auch percipiren müssen, wobei es interessant ist, dass sie vollkommen ausgewachsen sind.

Versuch. Ueber einem krümmungsfähigen Knoten von *Tradescantia* wurde durch einen Schnitt die Hälfte (1) des nächsten Internodiums, an einem anderen Object $^1/_3$ desselben mit der weiteren Stengelspitze abgeschnitten (2); der Knoten blieb, horizontal gelegt, unverändert. Bei einem weiteren Stengel wurde der Schnitt dicht vor dem nächsten Knoten geführt (3); der Erfolg war genau derselbe.



Die obersten zwei Knoten sind, auch ohne von der Stengelspitze beeinflusst zu werden, in geringem Grade reizbar, denn sie krümmen sich auch nach Entfernung der Spitze ein wenig, freilich in sehr geringem

Digitized by Google

Grade. Weiter nach unten gelegene Knoten vermögen sich nur dann ein wenig zu krümmen, wenn ihnen durch darüberliegende intacte Knoten noch der Reiz zugeleitet wird. In beistehender Figur sind zwei *Tradescantia*-Sprosse abgebildet, *a* ein intacter, *b* ein seines obersten Internodiums und der Endknospe beraubter, nach einen Tag langer Horizontalstellung.

Der Spross *a* ist im Knoten 4 stark gekrümmt, die kräftige Krümmung des Knotens 3 ist durch die Schwerkraft wieder verflacht worden. Der Spross *b* zeigt im Knoten 3 eine kaum merkliche Krümmung, weil demselben von oben her (in *x x* ist der Gipfel losgetrennt) kein Reiz zugeleitet wurde; Knoten 4 hat sich durch directe Schwerkraftwirkung und in Folge Zuleitung eines geringen Reizes von 3 her etwas, wenn auch nur schwach gekrümmt.

Hieraus ergiebt sich nun ohne Weiteres, dass die directe Reizbarkeit der Knoten von oben nach unten zu abnimmt. Kommt zur directen Reizung noch die indirecte vom nächst höheren Knoten zugeleitete, so wird sie genügend, um eine Krümmung hervorzurufen, welche jedoch an Intensität stets beträchtlich hinter der normalen zurückbleibt. Mit der Zahl der über dem Versuchsknoten liegenden intacten Knoten vergrössert sich die zugeleitete indirecte Reizung. Am intacten Stengel ist die Reizwirkung am grössten.

Tradescantia ist hiernach gewissermassen ein Analogon zu *Galium purpureum*, insofern sie sich gegen den Gravitationsreiz ähnlich verhält, wie *Galium* gegen den Lichtreiz. W. Rothert (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892. Bd. X. H. 7. p. 374—90) konnte für die krümmungsunfähigen Internodien von *Galium* genau in entsprechender Weise die Fähigkeit zur Leitung heliotropischer Reize eruiren, wie ich für *Tradescantia* bezüglich des Schwerkraftreizes. Es können sonach vollkommen aus-

Digitized by Google

gewachsene und nicht mehr krümmungsfähige Stengelorgane einen geotropischen (*Tradescantia*) und heliotropischen (*Galium*) Reiz empfinden und denselben nach solchen Stengeltheilen fortleiten, wo Krümmungen ausgeführt werden können.

Die *Tradescantia* ist noch durch eine weitere Erscheinung interessant. Während die meisten Reizkrümmungen, mögen sie über das ganze Internodium (oder über mehrere) sich erstrecken, oder wie bei den Gräsern in den Knoten localisirt sein, sehr bald durch Wachsthumsprocesse irreparabel werden, können die gekrümmten Knoten dieser Pflanze noch nach vielen Tagen bei geeigneter Veränderung der Stellung durch die Schwerkraft wieder ausgeglichen werden. Zwei, drei, ja sogar acht Tage alte Krümmungen sah ich durch den Schwerkraftreiz sich ausgleichen. Ohne Zweifel ist diese Eigenschaft für unsere Pflanze von grösster biologischer Bedeutung. Sie besitzt in den Basaltheilen ihrer Internodien veritable »Gelenke«, welche lange Zeit ihre Reizbarkeit und Beweglichkeit beibehalten und die durch ihren hängenden Wuchs ausgezeichneten Stengel dieses Gewächses in den Stand setzen, ihre Sprossgipfel mit den jüngeren, für die Assimilation besonders thätigen Blättern in möglichst günstige Lichtlage zu bringen. Das bisher über die Lage der Krümmung Gesagte bezog sich im Wesentlichen auf Stengelorgane. Bei im Boden vegetirenden Wurzeln würde sich eine acrofugale Verschiebung der Krümmungsorgane, wie sie die Stengel aufweisen, durch den Widerstand des umgebenden festen Mediums verbieten: allein es wäre zu untersuchen, ob die Wurzeln nicht vielleicht die latente Fähigkeit der Lagenveränderung der Krümmung besitzen und sich in dieser Beziehung den Stengelorganen anschliessen. Es würde also die Frage zu beantworten sein, ob frei in Luft wachsende Wurzeln eine derartige Wanderung der Krümmungsregion constatiren lassen.

Nun wissen wir zunächst, dass bei den Wurzeln nicht wie bei den Stengeln die ganze Bewegungszone, sondern nur eine mehr oder minder lange Spitzenregion sensitiv ist, wir sprechen mit Recht von einer Fähigkeit der Wurzelspitze, Reize zu percipiren, von einer »Gehirnfunction der Wurzelspitze«. Das heisst mit anderen Worten, die Wurzeln besitzen nur eine indirecte Reizbarkeit, die bei den Stengeln vorhandene directe fehlt ganz. Die Sensibilität der Wurzelspitze, die Unempfindlichkeit der übrigen Wurzeln mit Ausnahme einer ca. 2 mm messenden Spitzenregion ist ohne Zweifel erwiesen, durch die geotropischen Nachwirkungsversuche mit nach verschieden langer Schwerkraftwirkung decapitirten Wurzeln, sowie durch die Centrifugalkraft-Versuche und endlich durch die heliotropischen Versuche, welche ich mit in besonderer Weise hergerichteten Wurzeln von *Vicia Faba* angestellt habe und hier mittheile:

Die Keimwurzeln von *Vicia Faba* führen nur bei Eliminirung des

Digitized by Google

Gravitationsreizes negativ-heliotropische Reizkrümmungen aus. Ich verfuhr deshalb folgendermassen: An die Achse eines Klinostaten wurden feuchtgehaltene Torfscheiben in der Weise angebracht, dass an ihrer Cylinderfläche keimende *Vicia*-Samen so befestigt werden konnten, dass die Keimwurzeln radial nach aussen strahlten. Der Klinostat wurde so aufgestellt, dass das Licht in der Richtung der Klinostatenachse einseitig auffiel. Durch eine mit nassem Fliesspapier ausgelegte Glasglocke, innerhalb deren die Torfscheiben langsam rotirten, war für eine genügend wasserdampfhaltige Atmosphäre in der Umgebung der Keimpflanzen gesorgt. Von zwölf Keimwurzeln hatten sich in kurzer Zeit zehn deutlich negativ heliotropisch gekrümmt, zwei mussten wegen unregelmässiger Nutationskrümmungen unberücksichtigt bleiben. Mit einem zweiten Dutzend von Keimpflanzen wurde hierauf der Versuch in der Weise abgeändert angestellt, dass auf jede Wurzel ein kleines aussen geschwärztes Hollundermarkkäppchen aufgesetzt wurde. Von diesen zwölf Versuchswurzeln waren neun in radialer Richtung geradeaus gewachsen, bei einer bemerkte ich eine schwache Krümmung, zwei Wurzeln hatten unregelmässig nutirt. Das Experiment wurde mit gleichem Erfolg wiederholt, während ein solches mit Keimpflanzen von *Sinapis alba* wegen der grossen Empfindlichkeit und Kleinheit der Wurzeln misslang. Es scheint hiermit auf's Neue erwiesen zu sein, dass bei den Wurzeln die Receptionsfähigkeit für Reize ausschliesslich in der Wurzelspitze localisirt sei. Diese Auffassung braucht jedoch nicht die einzig richtige zu sein; es wäre vielmehr denkbar, dass die Wurzel ausserhalb der Spitze reizbar sei, dass aber die Reizempfänglichkeit daselbst nicht ausreiche, den Krümmungsmechanismus auszulösen. Es muss, um letzteres zu induciren, zum directen Reiz noch der von der Spitze zugeleitete indirecte kommen, damit die Reizkrümmung zur Perfection kommt. Diese Auffassung, die vorläufig eine rein apriorische ist, hat den Vorzug, dass sie Stengel und Wurzel nicht mehr in dem diametralen Gegensatz wie bisher erscheinen lässt. Meine Zerlegungsversuche, sowie die Köpfungsversuche am Tradescantiastengel einerseits, die Beobachtung Rothert's am Galiumstengel andrerseits legen es nahe, durch weitere Untersuchungen die Berechtigung jener Annahme zu prüfen.

Die Antwort auf obige Frage ergiebt sich hiernach von selbst. Da die directe Reizbarkeit der Wurzeltheile nicht gross genug ist, eine Krümmung entstehen zu lassen, bei der dem Schwerkraftreiz ausgesetzten Wurzel die reizempfangende Wurzelspitze aber sehr bald in die verticale Gleichgewichtslage gelangt, sodass von ihr aus nach einmal stattgefundener Krümmung ein Reiz nach rückwärts (indirecter) nicht mehr abgeleitet werden kann, so ist die Entstehung einer anderen Krümmung als der ursprünglichen an der Wurzel überhaupt unmöglich und eine scheinbare Wanderung der Krümmung, wie am Stengel, vollkommen ausgeschlossen.

Digitized by Google

Capitel II.

Plasmawanderung.

Im Jahre 1884 habe ich in meiner Abhandlung: »Plasmavertheilung und Krümmungserscheinungen« zum ersten Male, anknüpfend an die Beobachtungen Ciesielski's die Existenz einer causalen Beziehung zwischen Plasmaverschiebung durch Reizursachen und Krümmungserscheinungen experimentell nachzuweisen versucht. Ich untersuchte damals die einzelligen Fruchtträger von *Phycomyces* und fand bei deren geo-, helio- und hydrotropischen Krümmungen das Plasma stets auf der concaven Seite des gekrümmten Organs in grösserer Menge angesammelt, als auf der convexen. Auch in den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis*, sowie in den Haaren des Hypocotyls von *Sinapis alba* konnte ich ganz bestimmte durch die Richtung einfallender Lichtstrahlen bedingte Plasma-Ansammlungen constatiren und da, mir auch in vielzelligen gekrümmten Organen eine verschiedene Dichtigkeit der Zellinhalte an der Concav- und Convexseite auffiel, hielt ich eine Plasmabewegung in diesen vielzelligen Organen in Folge der Reizung und eine Ansammlung von Plasma an der Concavseite, ohne erstere wirklich gesehen zu haben, für möglich und einen Einfluss dieser Plasmaumlagerung auf die an den antagonistischen Seiten des gekrümmten Organs sich abspielende Membranproduction für wahrscheinlich.

Wortmann bestätigte in seiner Abhandlung »Zur Kenntniss der Reizbewegungen« (Bot. Ztg. 1887. No. 48—51) meine Beobachtungen und fügte, ohne die Schlussbemerkung meines Aufsatzes zu respectiren, die neue hinzu, dass die Membranseite, an welcher die Plasmaansammlung stattfindet, ein stärkeres Dickenwachsthum erfährt als die gegenüberliegende. Nun war es nach Wortmann ein Leichtes, den Vorgang der Krümmung einzelliger Organe aus der beobachteten Membranveränderung in folgender Weise abzuleiten:

Durch die Verdickung wird die Elasticität der Membran auf der späteren Concavseite grösser, die Dehnbarkeit geringer. Der überall gleiche Druck von Innen her wird diese Seite nicht in dem Maasse zu dehnen vermögen als die gegenüberliegende, die Zelle verlässt ihre geradlinige Wachsthumsrichtung und beginnt sich zu krümmen und diese Krümmung wird um so ausgeprägter, je grösser die Differenz in der Membrandicke der beiden antagonistischen Seiten sich gestaltet. Wortmann bemerkt hierzu, die Differenz in der Ausbildung der Membran sei nicht an jedem Fruchtträger unmittelbar wahrzunehmen.

Es kommen demnach nach Wortmann drei Momente bei der Krümmung in Betracht:

1. die Bewegung des Plasmas.

Digitized by Google

2. die Veränderung in der Ausbildung der Zellmembran
u. 3. die Einwirkung des Turgors auf die veränderte Membran.

Diese Vorstellung des Krümmungsvorganges überträgt nun Wortmann, wie vorn bereits näher angegeben, von den einzelligen auf die vielzelligen Organe und es musste naturgemäss seine erste Aufgabe sein, die obigen drei Processe auch bei letzteren nachzuweisen.

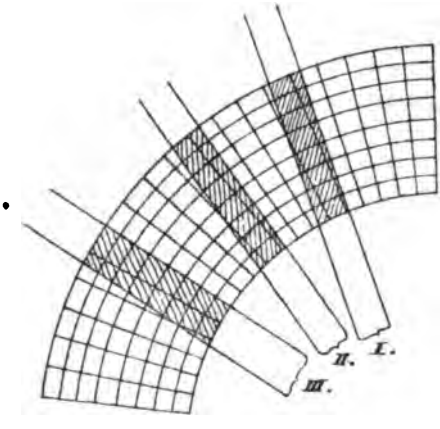
Was hat nun Wortmann in Bezug auf die Bewegung des Plasmas beobachtet? Er sah

1. Bereicherung der Zellen der Concavseite an Plasma, Verarmung der Zellen der Convexseite.
2. Stauung des Plasmas an den der Concavseite entsprechenden Wandungen der Zellen schnell und scharf geotropisch gekrümmter Wurzeln,

d. h. er constatirte eine thatsächliche Wanderung von Protoplasma von der Convexseite nach der Concavseite. Dass in den einzelnen Zellen bei der Reizkrümmung wachsender vielzelliger Organe analoge Vorgänge wie bei den einzelligen Organen (Phycomyces) nicht stattfinden, hat Wortmann an zahlreichen Objecten constatirt. [Bot. Ztg. 1887. No. 50. p. 818]. Es blieb also nur die Annahme übrig, dass das gesammte Plasma der Zellen des vielzelligen Organs als einheitliches Ganzes reagirt, wandert. Allein »die mikroskopische Prüfung derartiger Internodien-Abschnitte zeigt durchaus keine bemerkbare Differenz weder in dem Plasma-Gehalt noch etwa in der Wanddicke der Zellen der antagonistischen Seiten« (p. 819). Dieses negative Resultat veranlasste nun W., seine Zuflucht zu nehmen zu gereizten, aber künstlich gerade gehaltenen Organen; sie lassen nach 24, spätestens nach 48 Stunden deutliche Differenzen in der Plasmavertheilung erkennen. Letztere an gekrümmten vielzelligen Organen zu entdecken, gelang W. nur bei sehr scharfer Krümmung, wie sie eintritt, wenn sie nur von einer sehr kurzen Zone ausgeführt wird. Wortmann giebt also selbst zu, dass er die Plasmawanderung resp. die Differenz im Plasmagehalt antagonistischer Zellen in den meisten Fällen nicht hat nachweisen können. Wenn er sie constatiren konnte an Stengeln, welche er künstlich Tage lang gerade erhielt, so ist dies deshalb belanglos, weil einmal hier durch die Belastung ganz neue Reizverhältnisse geschaffen wurden und weil zweitens, auch abgesehen von dieser Eventualität, eine Plasmaverschiebung, welche erst nach Verlauf mehrerer Tage sichtbar wird, wohl kaum mitwirkender Factor in einem Processe sein wird, der sich häufig schon in wenigen Stunden vollzieht, jedenfalls häufig schon in weniger als einer halben Stunde beginnt. Nur dann, wenn die Krümmung eine sehr scharfe ist, wie sie meistens eintritt, wenn sie von einer

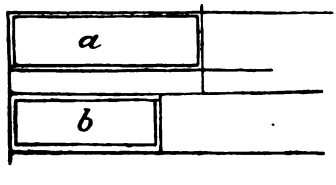
Digitized by Google

sehr kurzen wachsenden Zone ausgeführt wird, konnte Wortmann Plasmagehaltsdifferenzen bemerken. Man wird die Frage aufwerfen müssen: Wie hat W. die Differenz im Plasmagehalt gegenüberliegender Zellen erkannt? Durch einfache Schätzung an Schnitten durch die Krümmungszone. Querschnitte sind von vornherein auszuschliessen, denn dieselben enthalten bei ringsum gleicher Dicke mehr von den kürzeren Concavzellen, als von den längeren Convexzellen; die mit Plasma belegten Querwände stehen also auf der Concavseite in grösserer Zahl übereinander als auf der Convexseite, der Schnitt wird auf der Concavseite dichter erscheinen als auf der gegenüberliegenden. Die beistehenden Figuren sollen diese Verhältnisse in etwas vergröberter Weise



zur Darstellung bringen. Die beiden Querlamellen I und II enthalten an der Concavseite zwei Querwände, an der Convexseite nur je eine, III drei auf der Concav- zwei auf der Convexseite. Da man hier, um unverletzte Zellen im Querschnitt zu haben, mit nicht zu dünnen Schnitten arbeiten muss, werden in Wirklichkeit die hier illustrirten Fälle meist vorliegen.

Auch auf Längsschnitten ist nun aber die Möglichkeit durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Differenz im Plasmagehalt nur eine scheinbare sei, hervorgerufen durch die verschiedene Vergrösserung der Zellen auf den gegenüberliegenden Seiten, denn es ist klar, dass in einer Zelle



von der Grösse *a* dieselbe Plasmamenge einen dünneren Beleg darstellen muss als in der Zelle von der Grösse *b*.

Digitized by Google

Die Unsicherheit in der Beurtheilung der Plasmaquantität sucht W. durch Plasmolyse zu beseitigen, allein es ist mir bei diesbezüglichen Untersuchungen gänzlich unverständlich geblieben, wie dadurch die quantitative Schätzung erleichtert resp. verschärft werden soll. Es handelt sich um minimale Mengenunterschiede, welche nach meiner Erfahrung überhaupt nicht durch blosse Schätzung erkannt werden können. Ich selbst habe früher der Annahme einer Plasmawanderung in vielzelligen Organen zugeneigt und die Beobachtungen Ciesielsky's zu bestätigen gesucht, und W. beruft sich gelegentlich auf meine Befunde, allein ich halte jetzt, nachdem ich diesen Gegenstand genauer geprüft habe, den Versuch für einen vergeblichen, auf die von W. angegebene Weise ohne oder mit Plasmolyse zu einem einwurfsfreien Resultat zu gelangen.

Erscheint es also nach dem Gesagten als nicht ausgeschlossen, dass die Differenz im Plasmagehalt gegenüberliegender Zellen eitel Täuschung ist, so würde auch wenn sie dies nicht wäre, es noch denkbar sein, dass sie zu Stande käme ohne Plasmawanderung. Es könnte auf den Reiz hin eine Plasmavermehrung durch Neubildung desselben in den Zellen der Concavseite stattfinden. W. ist jedoch so von seiner Wanderungshypothese erfüllt, dass er nach weiteren Argumenten sucht und sie findet in den »Stauungserscheinungen«.

Noll machte bekanntlich seiner Zeit den Einwurf, die anscheinende Vermehrung des Plasmas auf einer Seite des vielzelligen Organs könne schon deshalb nicht die Folge einer directen Wanderung sein, weil sich sonst die geotropische oder heliotropische Bewegung und Vertheilung des Plasmas in den einzelnen Zellen zeigen müsse; davon sei aber keine Spur zu sehen, auch keine Stauung des Plasmas vor den engen Tangl'schen Canälchen der einen Seite sei sichtbar.

Mit Recht macht W. hiergegen geltend, dass es zwar bei langsamer Reizbewegung des Plasmas überhaupt zu keiner Stauung desselben weder vor den Canälchen noch in der einzelnen Zelle kommen könne, dass er solche jedoch gelegentlich wohl gesehen habe an schnell und scharf geotropisch gekrümmten Wurzeln (W. 1889. p. 12 d. S. A.).

Ich habe scharf gekrümmte Stengel und Wurzeln auf Plasmastauung untersucht, habe dieselbe jedoch in so seltenen Fällen gesehen, dass ich sie mehr als rein zufällige Erscheinung, die Nichts mit einer regelrechten Plasmawanderung zu thun hat, auffassen muss.

Plasmaverbindungen.

In den Membranperforationen erblickt W. die Wege, auf denen das Plasma wandert. Noll wendet dagegen ein die enorme Enge der Perforationen, welche, wenn auch physikalisch trotz der enormen Molecular-

Digitized by Google

kräfte solcher Capillaren eine Bewegung der colloiden Substanz durch sie möglich wäre, die Ausgiebigkeit der Wanderung zu einer verschwindend kleinen machen müsste.

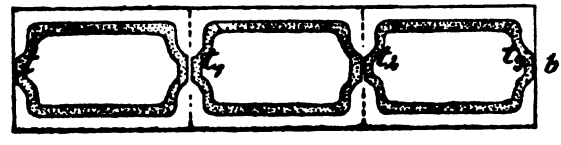
Gegen diese Annahme führt W. in's Feld erstens die enorme Kürze der Perforationen, die bekanntlich immer in den dünnen Tüpfelhäuten verlaufen und die grosse Zahl der Perforationen, durch welche die Zellen in Verbindung stehen. Ferner macht er geltend, dass es sich in den engen Capillaren möglicher Weise nicht um eine Wanderung des gesammten Plasmafadens handle, wobei die Reibung zwischen Plasma und Membran in Betracht käme, sondern um ein Strömen von Plasma gleichsam in einem die Wandung der Perforation auskleidenden Plasmarohr, wobei es sich um Reibungswiderstände handelt, deren Grösse wir vor der Hand ebensowenig beurtheilen können wie die in Betracht kommenden Molecularkräfte des Plasmas überhaupt.

Wäre man nun geneigt, vorstehenden Argumenten Wortmann's beizustimmen und die theoretische Möglichkeit eines ausgiebigen Stofftransportes durch die Plasmaverbindungen anzugeben, so dürfte man sich doch nicht verhehlen, dass bisher noch von Niemandem ein unanfechtbares Beispiel dafür mitgetheilt worden ist. Denn es ist ein Irrthum, wenn Kienitz-Gerloff glaubt, die Existenz der Plasmawanderung durch die Communicationen erwiesen zu haben durch das Fehlen des Plasmas in ausgebildeten Gefässen, Sklerenchymfasern und Korkzellen. Die Korkzellen enthalten überhaupt im fertigen Zustand noch stattliche Plasmareste, sogar der Zellkern ist noch deutlich zu erkennen, und das Verschwinden des Protoplasten aus den Gefässen und Sklerenchymfasern kann doch auch auf anderem Wege mit Leichtigkeit von Statten gehen; von Fermenten gelöst diffundirt er durch die Membran. Wird nicht bei den Insectivoren der ganze Insectenleib bis auf den Chitinpanzer verflüssigt und durch nicht perforirte Membranen in's Pflanzeninnere aufgenommen? Entziehen nicht die Pilzhaustorien den Zellen der Wirthspflanze häufig den gesammten Inhalt? Bei den Gefässen wird die Wegführung der in Lösung befindlichen Plasmareste durch die Wasserströmung noch wesentlich gefördert werden [1]). Die Betrachtungen, welche derselbe Forscher über die Diffusionsgeschwindigkeit und Wanderung der Stoffe durch die pflanzlichen Gewebe anstellt und welche ihm die Plasmaverbindungen als unentbehrliche Transportwege erscheinen

1) Lange Th., Jönsson Bengt und Andere sprechen sich zwar in ihren neueren Arbeiten für die Kienitz-Gerloff'sche Ansicht der Plasmaauswanderung aus den Gefässen durch die Plasmaverbindungen hindurch aus, ich kann mich jedoch aus an anderem Orte zu erörternden Gründen dieser Meinung nicht anschliessen, sondern halte es für viel wahrscheinlicher, dass die restirenden Plasma-Substanzen der Gefässe in lösliche Verbindungen übergeführt und durch die Membran hindurch fortgeschafft werden.

Digitized by Google

lassen (l. c. p. 54 u. f.), muss ich als verfehlt bezeichnen, denn es handelt sich in der Pflanze niemals um eine Stoffwanderung von Zelle zu Zelle auf grössere Entfernungen; zu schnellem Transport an entferntere Orte dienen die Holz- und Siebgefässe, die ja ebendeshalb so intensive Verzweigung und weite Ausbreitung besitzen. Der Weg, den Stoffe durch Diffusion zurückzulegen haben, ist nicht grösser als die Gesammtdicke der Tüpfelhäute, welche durchsetzt werden. So wird bei einer Wanderung von *a* bis *b* in nachstehender Figur durch Diffusion nur ein Weg zurückgelegt, der so lang ist wie die Gesammtdicke der Tüpfelhäute t, t_1, t_2, t_3 und die Geschwindigkeit, mit welcher diese Tüpfelhäute durch-



setzt werden, wird gewiss nicht unerheblich gesteigert durch Filtrationsdruck, Concentrationsdifferenzen etc. zwischen den benachbarten Zellen. Innerhalb der Zellen selbst übernimmt das rotirende oder circulirende Plasma die Rolle des Transporteurs.

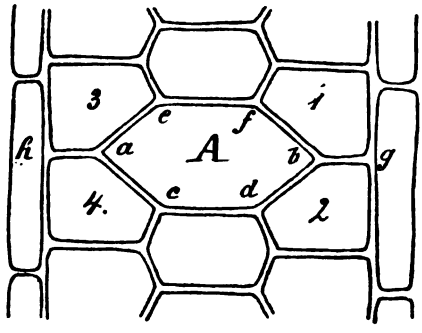
Es erscheint demnach geboten, einstweilen die Tangl'schen Fäden als Verbindungen der den Reizerscheinungen vorstehenden Hautschicht und mit der Function der Reizfortleitung betraut zu betrachten. Dagegen kann nicht sprechen, dass die Molecularschwingungen des Plasmas sich auch durch die geschlossenen Tüpfelhäute würden fortpflanzen können, ebensowenig wie die Thatsache, dass durch Zellhäute ohne Plasmaverbindungen alle Stoffe zu diffundiren vermögen, gegen die Möglichkeit sprechen könnte, dass die Plasmaverbindungen Stoffleitung übernehmen können. Möglich wäre diese Verwendung schon, aber sie ist bis jetzt noch keineswegs erwiesen. Auch die grosse Zahl der Plasmaverbindungen kann nicht als Argument gegen die Reizleitungsfunction derselben in's Feld geführt werden, wie Wortmann es thut (p. 489), denn es liessen sich mit Leichtigkeit zahlreiche Beispiele dafür anführen, dass die Natur die Organismen oft recht verschwenderisch ausstattet; die vielgebrauchte Phrase »der geradezu räthselhaften Oeconomie der Organismen« gehört in das Gebiet der Ammenmärchen!

Krabbe[1]) hat in seiner Schrift über das »gleitende Wachsthum« die Vorstellung von der allgemeinen Verbreitung der Plasmaverbindungen als irrthümlich hinzustellen versucht, denn er behauptet, diese Verbindungen müssten nothwendiger Weise überall da fehlen, wo gleitendes Wachsthum in erheblichem Maasse stattfindet, weil in Folge des Gleitens und der

1) Krabbe, G., Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin. 1886.

Digitized by Google

damit verbundenen Verschiebungen der aneinanderliegenden Zellwände derartige Plasmabrücken ohne Zweifel aufgehoben, zerstört, zerrissen werden müssten. Da nun Krabbe fast überall gleitendes Wachsthum sieht, so würde sich nach ihm das Vorkommen der Plasmaverbindungen beträchtlich einschränken. Ich vermag mich Krabbe's Ansicht trotz des lebhaftesten Bestrebens, mich von ihm überzeugen zu lassen, nicht anzuschliessen, ich halte vielmehr ein wirkliches Gleiten der Membranen benachbarter Zellen aufeinander für in keiner Weise erwiesen und für sehr unwahrscheinlich. Es ist nicht schwer, die anatomischen Erscheinungen, auf welche Krabbe seine Hypothese in Anwendung bringt, auch unter Zugrundelegung einer anderen Vorstellung zu erklären. Die



Spitzen *a* und *b* der Zelle *A* (*A* stellt ein Gefäss im Querschnitt dar) können, ohne dass die Membrantheile *bf* und *bd*, *ac* und *ae* auf den anliegenden Membranen der Zellen 1, 2, 3 und 4 »gleiten«, nach rechts und links vordringen. Es brauchen nur die Membranstücke *bg* und *ah* vor den vordringenden Spitzen *b* und *a* gespalten, die Spaltlücken aber in dem Maasse ihrer Entstehung mit neugebildeter Membran der Zelle *A* ausgefüllt zu werden. Es legen sich also neuentstehende Membrantheile der Zelle *A* an die durch die Spaltung freigelegten Membranpartien der Nachbarzellen 1, 2, 3 und 4 an, ohne dass hierbei eine Verschiebung, ein Gleiten, der früher entstandenen Membranen stattfindet. Diese Vorstellung, welche sich an die Velten'sche[1] in gewissem Sinne anlehnt, hat den grossen Vorzug, dass nach ihr theils die einmal gebildeten Doppelmembranen gegeneinander stabil bleiben, theils die zur Erweiterung neugebildeten Membranpartien sich so auszubilden vermögen, dass sie mit derjenigen Zellhaut, an die sie sich anschmiegen, correspondirende Verdickungen etc. auszubilden vermögen. Da noch ganz jugendliche Gefäss- und andere Zellen bereits Tüpfel besitzen, welche mit denen der Nachbarzellen correspondiren, so würde die geringste Gleitbewegung der Nachbarmembranen die Correspondenz der Tüpfelhälften stören. Die Tüpfel

1) Velten, Wilh., Ueber die Entwicklung des Cambium und N. J. C. Müllers Ideen über diesen Gegenstand. Bot. Ztg. 1875. p. 810.

Digitized by Google

benachbarter Zellen passen aber stets aufeinander, auch wenn die betreffenden Zellen noch Flächenwachsthum aufweisen. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen. Die eben aus der Cambiumzone des *Rosa*-Stengels tretenden Gefässe sind bereits mit Hoftüpfeln versehen, welche mit den Tüpfeln der Nachbarzellen correspondiren. Jene Gefässe wachsen, wie man aus dem Auseinanderrücken der Tüpfel durch Messung leicht constatiren kann, noch in die Breite und Länge. Fände nun hierbei ein Gleiten statt, so müssten die aufeinanderpassenden Tüpfel sich gegeneinander verschieben, was ich niemals habe beobachten können. Daraus folgt also für mich, dass gleitendes Wachsthum hier nicht stattfindet und aus den angegebenen Gründen überhaupt nicht stattfinden kann. Wie *Rosa* verhielten sich mutatis mutandis alle übrigen von mir darauf untersuchten Pflanzen, was gleichzeitig beweist, dass die Behauptung Lange's [1]), dass eine irgendwie beträchtliche Verlängerung der Gefässglieder nach Anlage der Tüpfel nicht mehr stattfinde, nicht allgemein gültig ist. Bei *Rosa* etc. wachsen die Gefässglieder noch deutlich in Länge und Breite nach der Tüpfelanlage, die Tüpfel rücken, wie Messungen lehren, sowohl in tangentialer als in axialer Richtung auseinander.

Wie nun nach meiner Vorstellung des Wachsthums der Zellen im Gewebeverband »ohne Gleiten« die Tüpfel der benachbarten Zellen einestheils entweder in Correspondenz bleiben oder bei der Flächenvergrösserung der Membran andrentheils die durch Spaltung getheilten Tüpfel von der sich neubildenden Membran wieder ergänzt werden, so können auch die etwa zerstörten Plasmaverbindungen leicht wieder hergestellt werden. Die auf die Plasmaverbindungen bezüglichen Bemerkungen Krabbe's (p. 95) werden damit für mich gegenstandslos. Nur da, wo Intercellularräume ausgebildet werden, reissen die Plasmaverbindungen durch und werden nicht wieder hergestellt, vielmehr die Canäle durch Cellulosebildungen verschlossen. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung intercellularreicher Gewebe, wie des Markes, des Schwammparenchyms vieler Pflanzen illustriren auf's Klarste, wie Plasmaverbindungen mit der Intercellularenbildung verschwinden. Diese Erscheinung ist es gerade, welche mich wieder auf den Ausgangspunkt vorstehenden Excurses zurückbringt. Es scheint mir gerade deshalb, weil gelegentlich irgend ein Theil des Zellumfangs an sich bildende Intercellularen zu liegen kommen kann, von ungeheurem Vortheil zu sein, wenn jede Zelle möglichst viel Plasmaverbindungen erhält, so dass, soviel deren auch verschwinden mögen, doch noch eine Anzahl übrig bleibt, um die Communication mit den Nachbarzellen zu erhalten.

Aus dem Vorstehenden geht zur Genüge hervor, dass Wortmann nicht einen einzigen durchgreifenden Beweis für

1) Lange, Theodor, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gefässe und Tracheiden. Flora 1891. p. 426 ff.

Digitized by Google

die Plasmawanderung in vielzelligen Organen erbringen konnte und es muss daher als durchaus nöthig erscheinen, die Plasmabewegung in einzelligen Organen in Bezug auf ihren Causalnexus mit dem Reizkrümmungsvorgang von Neuem zu untersuchen. Hierbei kommen uns mehrere neuere Beobachtungen zu Hülfe, erstens die von Noll[1]) und Haberland[2]), welche beide zeigten, jener an Internodien, von *Nitella*, Wurzelhaaren von *Nitellen* und *Charen*, Pilzhyphen etc., dieser an Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*, dass bei einzelligen Organen sichtbare einseitige Plasmaansammlungen der Reizkrümmung nicht voranzugehen brauchen; zweitens die von Elfving[3]), auf welche ich hier mit einigen Worten eingehen muss. Elfving erklärte auf Grund seiner Experimente die Ansammlung des Plasmas an der Concavseite gekrümmter *Phycomyces*-Fruchtträger (und die entsprechenden Wandverdickungen) als Folge der Krümmung, denn er konnte dieselbe Plasmavertheilung durch künstliche Biegung sowohl ein- als auch vielzelliger Organe unter Ausschluss der Schwerkraftwirkung (am Klinostaten) herbeiführen.

Wortmann erkannte 1888 und 1889 (Bot. Ztg. 1888. Nr. 30 p. 475) die Berechtigung dieses Einwandes von Seiten Elfving's an und, es ist erstaunlich, verzichtete für die einzelligen Organe auf die Plasmabewegung, indem er für dieselbe eine nicht wahrnehmbare Dislocation membranbildender Stoffe substituirte, nichts destoweniger aber müht er sich vergeblich ab, den Leser von einer ausgiebigen, zu Stauungen führenden Plasmabewegung in vielzelligen Organen zu überzeugen. In den gefälligen Wendungen eines Essay-Stils verbergen sich nicht selten die unerwartetsten logischen salti mortali des Verfassers. Denn mit anderen Worten: es plaidirt Wortmann zunächst in beredtester Weise für eine weitgehende Uebereinstimmung ein- und vielzelliger Organe; deshalb setzt er die Plasmabewegung im vielzelligen Organ voraus, weil sie im einzelligen beobachtet wurde. Da aber Elfving sie bei diesen als Folgeerscheinung nachträglich erkannte, lässt sie Wortmann ohne Weiteres für diese fallen, behält sie aber für das vielzellige Organ nach wie vor bei.

Wenn die einzelligen Internodien und bez. Wurzelhaare von *Nitellen* und *Charen*, wenn die Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* Reizkrümmungen ausführen, ohne Plasmaumlagerung erkennen zu lassen und wenn die Plasmaumlagerung auch blosse Folge der Krümmung sein kann, so muss logischer Weise die Plasmabewegung als Factor bei der Mechanik der Reizkrümmung einzelliger Organe vorläufig verworfen

1) Arb. d. Bot. Instit. i. Würzburg. III. Bd. 4. Heft. 1888.
2) Oest. Bot. Zeitschrift. 1889. Nr. 3. p. 5 des Sep.-Abdr.
3) Ofversigt af Finska Vetenskaps. Soc. Förhandl. XXX. 1887—88. p. 98—102.

Digitized by Google

werden und für vielzellige Organe darf sie nicht eher als mitwirkend angenommen werden, als bis wir hinreichende Gründe für diese Annahme beibringen können. Da bisher aber keine einwurfsfreie Beobachtung in dieser Beziehung vorliegt, sind wir genöthigt, auf die Plasmabewegung zu verzichten, was wir um so leichter können, als, wie ich in dieser Abhandlung dargelegt habe, der ganze Krümmungsprocess auch ohne Plasmawanderung verständlich ist.

Differenz in der Ausbildung der Zellmembranen antagonistischer Seiten.

Dieser zweite Factor bei dem Zustandekommen der Reizkrümmung ist von grösster Bedeutung. Die Membran wird, handelt es sich um ein einzelliges Organ, an gegenüberliegenden Stellen desselben Zellenquerschnitts ungleich dehnbar durch Ungleichheit in der Membranproduction; die Membranablagerung wird auf der Oberseite des geotropisch sich aufwärts krümmenden *Phycomyces*-Fruchtträger z. B. intensiver als auf der Unterseite, intensiver aber auch, als sie bei fortgesetztem normalen Wachsthum in derselben Zeit geworden sein würde. Die Unterseite wird alsbald stärker gedehnt als die Oberseite und stärker als bei normalem Wachsthum, die Zelle krümmt sich, durch die Krümmung selbst wird selbstverständlich der Betrag der absoluten Verdünnung der unten liegenden Membran noch gesteigert. Da wir nun bei *Phycomyces* einseitige Plasmaansammlung da sehen, wo die bevorzugte Membranproduction sichtbar[1]) wird, so ist es ganz logisch, erstere für die Ursache der zweiten Erscheinung zu halten. Wenn freilich, wie im vorigen Abschnitt betont wurde, die Plasmaverschiebung Folge der Krümmung ist, so werden wir naturgemäss für die beobachtete Membranverdickung an der Concavseite eine andere Ursache suchen müssen (siehe unten!).

Liegen nun, das werden wir uns fragen, bei vielzelligen Organen bisher stichhaltige Beweise für eine bevorzugte Verdickung der Zellwände der späteren Concavseite vor? Obgleich Wortmann sich an mehreren Stellen seiner Mittheilungen bemüht, solche zu erbringen, so müssen wir doch seine dahingehenden Versuche als misslungen betrachten. Weshalb, werde ich sogleich darlegen. Es lag nahe, die Membrandickendifferenz am gekrümmten Organ aufzusuchen. Allein an ihnen entzieht sie sich, wie Wortmann sagt, gewöhnlich (aber nicht immer) der unmittelbaren Wahrnehmung (Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Bot. Ztg. 1887. p. 14 des S.-Abdr.). Ueberhaupt nicht zu bemerken ist sie, nach Wortmann, trotz der hervortretenden Plasmaansammlung an den

1) Wortmann, J., Zur Kenntniss der Reizbewegungen. p. 9 des S.-Abdr.

Digitized by Google

gekrümmten Stellen geotropisch gekrümmter Wurzeln, weil die betreffenden gekrümmten Partieen der Wurzel zu früh ihr Wachsthum einstellen. Hat denn Wortmann ganz vergessen, dass er die Differenz in der Verdickung der Membranen an den antagonistischen Seiten als im Krümmungsmechanismus mitwirkenden Factor auffasst? Wenn die Wurzel bereits geotropisch gekrümmt ist, so brauchen wir doch nicht auf ein weiteres Wachsthum zu warten, das nach Wortmann leider eingestellt werden soll! Allein Wortmann lässt sich durch Nichts verblüffen. Da dieser Befund an den Wurzeln nicht zu seinen Speculationen passt, erscheint als »Deus ex machina« eine nachträgliche Steigerung des Turgors auf der concaven Seite, welche die vorher beim Eintritt der Krümmung vorhanden gewesenen geringen Differenzen in der Membrandicke wieder ausgleicht! Derartige Absurditäten entziehen sich jeder Kritik!

Wo hat nun Wortmann die Differenzen wirklich gesehen? In Fällen, in denen die Krümmung auf eine kurze Zone sich beschränkt und dementsprechend eine sehr ausgeprägte ist z. B. bei um dünne Stützen gewundenen oder auch freiwillig aufgerollten Ranken (*Passiflora gracilis*, *Bryonia dioica*), bei denen sehr auffallende Membranverdickungen in den Parenchymzellen der Concavseite bemerkbaren Plasmaansammlungen an den betreffenden Stellen entsprechen, ebenso bei heliotropisch gekrümmten Blattstielgelenken von *Calystegia*.

Die Differenzen in der Membranverdickung, welche Wortmann am gekrümmten Organ gesehen hat, können nun aber ebensogut eine Folgeerscheinung der Krümmung sein, denn dass bei der Krümmung selbst, auch wenn sie auf andere Weise zu Stande käme, die Membranen der Convexzellen mehr gedehnt also dünner werden als die der Concavzellen liegt auf der Hand. Wortmann hätte deshalb eruiren müssen, dass die Concavzellen in ihren Membranen nicht nur eine relative, sondern auch eine absolute Verdickung erfahren. Das hat er jedoch unterlassen, denn er hielt einen Ausweg für rationell, der sich vor der Kritik als Abweg enthüllte. Er zog nämlich zum Beweis der Membranverdickung künstlich horizontal gehaltene geotropisch gereizte Organe heran; er liess z. B. kräftig wachsende Epicotyle von *Phaseolus multiflorus* 36—48 Stunden lang horizontal liegen und bedachte nicht, dass dabei ganz neue Reizverhältnisse geschaffen werden, denn bei einer derartigen Krümmungshemmung wird eine nicht unbeträchtliche Zugspannung an der Oberseite erzeugt und diese ruft wieder daselbst eine Verstärkung besonders der mechanisch wirkenden Zellwände hervor. Elfving[1]) hat an künstlich gekrümmten und dann der Schwerkraftwirkung entzogenen Pflanzenstengeln auf der gedehnten, hier also convexen Seite starke Ver-

1) l. c. p. 98—102.

Digitized by Google

dickungen der Membranen (besonders der Collenchymzellen) erzeugt und R. Hegler[1]) legte experimentell die Wirkung von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in der Pflanze klar. (Vgl. hierüber auch Capitel IX).

Es wäre somit nach wie vor die Frage offen, ob eine auf Mehrbildung von Membran beruhende Differenz in der Verdickung der Zellmembranen an den antagonistischen Seiten stattfindet und ob dieselbe eine Rolle bei der Mechanik der Krümmung spielt?

Bei der Untersuchung von Organen während des Krümmungsprocesses oder kurz nach Vollendung desselben ist zwar eine Differenz in der Membrandicke an den gegenüberliegenden Seiten zu constatiren, allein dieselbe ist nicht grösser, als sie in Folge der auf irgend welche Weise verursachten Krümmung entstehen müsste, wenn dabei die Convexmembranen einer stärkeren Dehnung unterliegen als die Concavmembranen. Je kleiner der Radius der Krümmung und je grösser der Durchmesser des Organs an der Krümmungsstelle ist, um so auffallender die Differenz. Bedeutender und durch Messungen unwiderleglich zu beweisen wird sie jedoch erst, wenn die Krümmung älter ist; sie befindet sich ja dann auch in der Region des Stengels, wo das Zellenlängenwachsthum im Erlöschen begriffen ist, und die definitive Ausgestaltung der Membranen stattfindet. Da jedoch bei frischen Krümmungen die Differenz so verschwindend klein ist, dass sie ebenso gut durch blosse Dehnung der Convexmembranen hervorgerufen sein kann, scheint es mir nicht statthaft, ihr beim Zustandekommen der Krümmung irgend welche Bedeutung beizulegen.

Besonders hervorgehoben sei, dass nach von mir ausgeführten Messungen eine Zunahme der Membrandicken an der Concavseite *während* der ersten Krümmungsradien *nicht* stattfindet. Die bis dahin sichtbare Differenz in der Dicke der Concav- und Convexmembranen beruht also allein auf Dehnung der letzteren und ist gleich derjenigen, welche man beobachten kann, wenn man einen Stengel künstlich biegt. Ich befinde mich in Bezug auf diesen Punkt in Uebereinstimmung mit Noll, der p. 527 sagt: »Vergleichende Messungen, zumal solche an Grasknoten, lehren, dass die Membrandicke auf der Concavseite *während* der Krümmung annähernd so bleibt, wie sie bei normaler Stellung des Organs war, dass dagegen die der Convexseite, absolut genommen, abnimmt.« Es ist einleuchtend, dass mit diesem Befunde die ursprüngliche Wortmann'sche Auffassung des Krümmungsmechanismus als unhaltbar fallen muss, denn wenn bei allseitig gleichem Turgor eine durch Plasmaansammlung hervorgerufene Membranverdickung an der Concavseite die Krümmung veranlassen soll, muss dieselbe schon bei Beginn des Krüm-

1) Ber. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-phys. Cl. Sitz. am 7. Dec. 1891.

Digitized by Google

mungsvorgangs vorhanden sein und während desselben jedenfalls sich steigern; davon ist jedoch Nichts zu sehen. Ich sagte oben »ursprüngliche Wortmann'sche Auffassung«, weil dieser Autor sich später mehr und mehr hinter eine nicht zu controlirende, auf Structur-, Wassergehalts- etc. Aenderung beruhende Dehnbarkeits-Aenderung der Concavmembranen verschanzt. Wortmann hat nichtbemerkt, dass er damit den Pfeil, den er auf Noll abschoss, auf sich selbst zurückkehren macht, denn er nimmt seine Zuflucht dann eben zu »einer vom Plasma ausgehenden unbestimmt gelassenen (chemischen (?) oder physikalischen) Veränderung der Membran«, was er Noll mit diesen Worten (p. 473) zum Vorwurf macht. Die ganze diesbezügliche Polemik ist jedoch ein Streit um des Kaisers Bart, denn Wortmann hat über die Dehnbarkeitsverhältnisse exacte Versuche überhaupt nicht angestellt, und Noll's »Beugungsversuche«, welche beide Forscher ihren Deductionen zu Grunde legen, sind falsch, wie ich im Capitel VI nachweise; Wortmann hat dies nicht bemerkt.

Die auf wirklicher Mehrbildung von Membran an der Oberseite beruhende Differenz beginnt erst, wenn die Krümmung sich dem Ende zuneigt; sie ist eine secundäre Erscheinung und wird durch zwei Momente ermöglicht.

Erstens dadurch, dass die Concavzellen bei ihrer Deformation ihre Oberfläche in geringerem Grade vergrössern, als die Convexzellen, bei denen die mechanische Dehnung eine bedeutende Oberflächenvergrösserung herbeiführt.

Zweitens dadurch, dass in den Concavzellen mehr zellhautbildende Stoffe (Kohlehydrate) enthalten sind als in den Convexzellen.

Damit hängt eng zusammen, dass, je weiter die Krümmung fortschreitet resp. je älter sie ist, in um so rascherem Tempo die Differenz in der Membrandicke zu Gunsten der Concavzellen wächst. Die Festigung des gekrümmten Stengels erfolgt hierdurch und in der Hauptsache an der Concavseite und die Kohlehydrate sind daselbst bereits als Material zur Zellhautbildung deponirt. Die letzteren leisten also einen zweifachen Dienst, indem sie zuerst die Contraction der Concavzellen zur Inscenirung der Krümmung und sodann die Verdickung von deren Membranen zum Zweck der mechanischen Festigung des gekrümmten Organs bewirken.

Kurz zusammengefasst ist der Inhalt dieses letzten Abschnittes etwa folgender:

Solange das durch die Schwerkraft gereizte Organ noch gerade ist, lässt sich eine Dickendifferenz der Membranen an den antagonistischen Seiten nicht constatiren. Diese wird erst sichtbar, wenn die Krümmung fortgeschritten ist und beruht zunächst auf blosser Verdünnung der Convexmembranen durch Dehnung. Erst im weiteren Verlauf der Krümmung

Digitized by Google

findet eine vorwiegende Verdickung der Concavmembranen statt, weil die erzeugte Zellhautsubstanz auf eine kleinere Zelloberfläche zu vertheilen ist (als in den Convexzellen) und weil es wahrscheinlich ist, dass wegen des reichlich vorhandenen Baumaterials überhaupt mehr Zellhautsubstanz producirt wird.

Contractions-Erscheinungen.

Nach der Wortmann'schen Auffassung des Mechanismus der Reizkrümmungen liegt ein Hauptmoment in dem Zurückbleiben des Längenwachsthums der Zellen an der Concavseite und nach Noll sollen ausserdem die Membranen der convex-werdenden Seite ductiler, dehnungsfähiger, werden und aus diesem Grunde rascher in die Länge wachsen als die der Concavseite, deren Membranen umgekehrt, weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert als es bei normalem Wachsthum geschieht, eine geringere als die normale Streckung erfahren. Darnach müsste eine Zelle der Concavseite von der Länge n stets auf die Länge $n + x$ kommen, auch wenn x noch so klein angenommen würde. Wenn man aber eine Anzahl von Krümmungen genauer untersucht, so kann man beobachten, dass die Zellen oder, was dasselbe sagt, die Abstände angebrachter Marken auf der Concavseite sich während des Krümmungsvorganges oft nicht verändern, ja sogar verkürzen; x wird nicht nur gleich 0, sondern es tritt eine deutlich wahrnehmbare Verkürzung der Concavseite ein. Am Grasknoten ist diese Contraction der Concavseite längst beobachtet worden (Sachs). Cinquantino-Mais verkürzte die Oberseite seiner Knoten um 10—25 p. c., Pferdezahn-Mais um 12,5—16,6 p. c. Die dem Heft IV des III. Bandes der Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg (1888) beigegebenen und unten eingehender berücksichtigten Tafeln von Sachs, welche geotropische Krümmungserscheinungen zur Darstellung bringen, lassen ebenfalls eine Verkürzung der Concavseite geotropisch gekrümmter Stengel der verschiedensten Pflanzen erkennen. Auch Noll konnte an geotropisch gekrümmten Gipfeltheilen von *Hippuris* eine solche im Betrage von 6—10 p. c. constatiren. Es ist auffallend, dass diesen merkwürdigen Verkürzungserscheinungen, welche sich eng an die 1879 von H. de Vries beschriebenen Contractionsphänomene an Wurzeln anschliessen, niemals die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Sachs beschrieb allerdings das Aussehen der verkürzten Oberseite so, dass es den Eindruck erwecken musste, als handele es sich ausschliesslich um eine gewaltsame, mit Fältelung der Epidermis etc. verbundene Knickung der Oberseite. Noll äussert sich denn daher auch folgendermaassen: »Diese sowohl äusserlich als auf mikroskopischen Schnitten wahrzunehmenden Verhältnisse auf der Concavseite deuten darauf hin, dass dieselbe, die im Wachsthum zurückgeblieben, durch die Knickung

Digitized by Google

mechanisch wie in einer Presse zusammengedrückt wird.« Eine weitere Veranlassung zur Verkürzung findet Noll in der Wasservertheilung. Die sich streckenden Convexzellen nehmen relativ grosse Wassermengen auf; diese werden zwar nicht der Oberseite entzogen, allein das zuströmende Wasser wird besonders von der Convexseite verbraucht, so dass Wassermangel auf der Concavseite entstehen und eine damit Hand in Hand gehende Verkürzung sich einstellen kann.

Ich habe hier nun zunächst hervorzuheben, dass von einer Fältelung der Concavseite, welche auf deren mechanische Zusammenpressung schliessen liesse, am geotropisch gekrümmten Stengel ebensowenig zu bemerken ist, wie an der geotropisch gekrümmten Wurzel. Es handelt sich um eine thatsächliche Verkürzung der Concavseite in Folge der Verkürzung ihrer sie zusammensetzenden Zellen ohne Fältelung, um eine Verkürzung, welche direct sichtbar wird, wenn sie grösser ist als die gleichzeitig stattfindende Längsdehnung der Zellen, welche dagegen nicht mehr durch Messung constatirt werden kann, wenn diese Längenzunahme der Verkürzung gleich ist oder dieselbe übertrifft. In den letzten beiden Fällen behält die Concavseite ihre ursprüngliche Länge bei oder sie verlängert sich, aber weniger als die Convexseite.

Da nun einerseits die Wortmann'sche Theorie der Krümmungsmechanik einer Verkürzung der Concavzellen keinen Raum lässt, da sie vielmehr immer eine Verlängerung der Concavzellen voraussetzt, und da andererseits von einer mechanischen Zusammenpressung der Concavzellen im Noll'schen Sinne, welche zu deren Verkürzung führen könnte, nichts zu sehen ist, so kann ich weder die Wortmann'sche noch die Noll'sche Anschauung als den Thatsachen entsprechend betrachten und muss beide als unrichtig verwerfen.

Ich bin, um die Existenz einer wirklichen Verkürzung der Concavseite zu veranschaulichen, in der angenehmen Lage, ausser auf eigene Messungen auch auf die anderer Forscher recurriren zu können. 1873 bereits thut Sachs (Flora, 56. Jahrg., Nr. 21. p. 324) der Verkürzung an der concaven Oberseite geotropisch gekrümmter Stengel Erwähnung, indem er sagt: »Langsam wachsende ältere Theile zeigen häufig gar keinen Zuwachs auf der Oberseite und wenn sie sich stark krümmen, verkürzt sich diese sogar ein wenig. Diese Verkürzung beträgt meist weniger als 1 p. c.; sie findet auch bei vollkommen turgescenten und eingewurzelten Sprossen statt; bisweilen tritt sie schon nach einigen Stunden mit beginnender Krümmung auf oder die Verkürzung findet sich erst später mit zunehmender Krümmung ein, selbst dann, wenn anfänglich eine geringe Verlängerung der Oberseite vorausgegangen ist.«

In diesen Sätzen ist »in nuce« enthalten, was ich unten durch Messungen illustriren werde. An der Concavseite des gereizten Stengels

Digitized by Google

geht eine Verkürzung der einzelnen Zellen vor sich. Ist das Wachsthum der betreffenden Region relativ schwach, so tritt die Contraction deutlich zu Tage, ist jenes aber intensiver, so muss natürlich die Verkürzung durch die Wachsthumsverlängerung theilweise oder ganz verdeckt werden; aber vorhanden ist sie und ihre mechanische Wirkung macht sich ebenso geltend als wäre die Wachsthumsverlängerung nicht da. A priori wird man nun vermuthen dürfen, dass die Contraction in denjenigen Zonen am leichtesten wird constatirt werden können, welche ober- und unterhalb des Maximalwachsthums liegen. Von diesen beiden Regionen kommt jedoch die oberhalb des Wachsthumsmaximums befindliche sehr bald in die Lage, in welcher die Schwerkraft ihre Wirksamkeit verliert; daher wird es besonders die basalwärts liegende Partie der Concavseite sein, an der wir die Verkürzungserscheinung werden suchen müssen. In der That lehrt ein Blick auf die Sachs'schen Tafeln und Zahlen, dass diese Folgerung richtig ist.

Auf Tafel I z. B. ist an der Sprossachse von *Dipsacus Fullonum* das unterste Internodium von 201,8 mm (*A*) auf 200 mm (*C*) verkürzt, also um 1,8 mm = 0,9 p. c.; das nächsthöhere Internodium dagegen zeigt nur eine Verkürzung von 0,5 mm zwischen *A* und *B*, dagegen eine Verlängerung von 3,5 mm zwischen *B* und *C*.

Auf Tafel III, *Cephalaria Procera* betr., kann man nur im Internodium IV eine Verkürzung um 1 mm = 1 p. c. constatiren, ebenso auf Tafel IV im Internodium V um 1 p. c., während im Internodium IV auf letzterer Tafel bereits die Zuwachsgrösse den Contractionsbetrag verdeckt.

Ich habe an zahlreichen Stengeln genaue Messungen angestellt und greife einige Beispiele heraus, an denen die viel bedeutendere Contraction der Concavseite zu erkennen ist.

Pisum sativum.

	Concavseite	Convexseite
Marke I	10 mm	10 mm
(unten) II	10	10
III	10	10
IV	9,5	10
V	9,0	10,5
VI	10	11
VII	12	12
(oben) VIII	12	12.

Die sichtbare Verkürzung fällt also auf die Marken IV und V und beträgt auf 20 mm 1,5 mm, also 7,5 p. c.; in den höher liegenden Marken VI—VIII ist die Verkürzung verdeckt.

Digitized by Google

Pisum sativum.

	Concavseite	Convexseite
Marke I	10 mm	10 mm
(unten) II	10	10
III	10	10
IV	9,5	10
V	10	10,5
VI	9	10,5
VII	11	11,5
(oben) VIII	14,5	15.

Auch hier beginnt die Verkürzung da, wo das Längenwachsthum sichtbar wird, in den Marken IV, (V) und VI erreicht dieselbe Höhe von 7,5 p. c. In den Marken VII und VIII ist von ihr bereits nichts mehr zu bemerken.

An einem *U*-förmig gebogenen dicken *Vicia Faba*-Stengel konnte ich folgende Maasse feststellen:

Länge der Epidermiszellen: auf der Concavseite 6—7 Theilstr. der Scala, auf der Convexseite 12—16 Theilstr. d. Sc.

Länge der Rindenparenchymzellen in der 8. Zellschicht: auf der Concavseite 7. 8. 9. 8. 8. 7. 8. 9. 7 = 7,88 Theilstr. d. Sc.; auf der Convexseite 10. 11. 12. 13. 10. 12. 11. 14 = 11,62 Theilstr. d. Sc.

Die entsprechenden Zellen an den geraden Theilen des Stengels über und unter der Krümmung besitzen eine Länge von 10. 9. 8. 10. 10. 11. 9. 10. 10. 8. 9. 9. 10. 10. 10. 10 = 9,56 Theilstr. der Scala.

Es sind also die Zellen der Concavseite der gekrümmten Partie nicht nur kürzer als die der Convexseite, sondern, was das Wichtigste ist, in der That kürzer als dieselben Zellen oberhalb und unterhalb der Krümmung; sie sind also thatsächlich verkürzt und zwar um 9,56—7,88 = 1,68 = 17,5 % der normalen Länge.

Die Untersuchung eines *U*-förmig gekrümmten Stengels von *Pisum sativum* ergab folgende Zahlen:

Länge der Convexzellen (3. Schicht des Rindenparenchyms unter der Epidermis) 7,5. 7,5. 8. 9. 11. 10. 9. 8. 10. 12. 11 = 9,36 Theilstr. der Scala.

Länge der entsprechenden Concavzellen 5. 7. 6. 6. 7. 6. 4. 5. 5. 6. 7. 6 = 5,83 Theilstr. der Scala.

Länge der entsprechenden Zellen an den geraden Theilen über und unter der Krümmung 7. 8. 8. 7. 6. 8. 7. 7. 6,5. 8 = 7,25 Theilstr. der Scala.

Das bedeutet eine Verkürzung der betreffenden Zellen an der Concavseite der Krümmung um 7,25—5,83 = 1,42 = 19,4 % der normalen Länge.

Wie an Stengeln gelingt es auch an Wurzeln während der Reizkrümmung die Verkürzung der Zellen an der Concavseite nachzuweisen ebensowohl durch directe Messung der einzelnen Zellen unter dem Mikroskop, als auch durch Beobachtung von angebrachten Marken auf makroskopischem Wege.

Digitized by Google

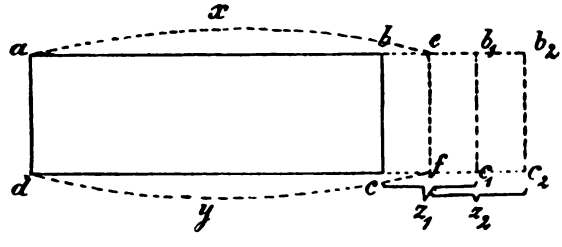
Ich wählte z. B. gleiche Seitenwurzeln von *Vicia Faba* aus, liess eine Partie davon senkrecht abwärts wachsen, auf die andere horizontal gestellte dagegen den Gravitationsreiz wirken, bis eine deutliche Krümmung zu erkennen war. In gleicher Entfernung von der Spitze verhielten sich nun bei mikroskopischer Messung die Zellen der zweiten unter der Epidermis liegenden Rindenparenchymschicht folgendermaassen:

Länge der Zellen bei den geraden Wurzeln 6,75—8,00 Theilstr. der Scala.
Länge der Zellen der gekrümmten Wurzeln an der Concavseite 4,00—5,50, an der Convexseite 5,50—8,00.

Eine andere Wurzel zeigte bei schwacher Vergrösserung:

Breite der Concavzellen	2,5—3	Theilstr.	der Scala.
Breite der Convexzellen	1,5—2	„	„ „
Länge der Concavzellen	4—5	„	„ „
Länge der Convexzellen	7—8	„	„ „ .

Es war vorauszusehen, dass die wirkliche Verkürzung der Zellen an der Wurzelunterseite deshalb würde schwer und nicht immer nachzuweisen sein, weil bei den Wurzeln die Zone der stärksten Krümmung mit der des intensivsten Längenwachsthums coincidirt und sich nicht verschiebt. Die Zellen der Concavseite wachsen häufig so energisch, dass die durch Turgordruck und Deformation veranlasste Verkürzung verdeckt wird und nicht wirklich in die Erscheinung tritt, obgleich sie vorhanden ist. Ich muss auf diese scheinbare Paradoxie mit einigen Worten eingehen, weil ihr Verständniss für das der gesammten Krümmungsmechanik durchaus nöthig ist. Eine Zelle, welche im Längsschnitt die Form des Rechtecks *a b c d* hat, soll in irgend einer beliebigen Zeit-



einheit einen Zuwachs von der Grösse z_1 erfahren, in derselben Zeit aber durch Deformation die Längsschnittform *a x e f y d* annehmen, so wird ihre Querwand *b c* nicht bis b_1 c_1 vorrücken, sondern nur bis *e f*. Vollziehen sich Längenwachsthum und Deformation in einem zweiten Zeitabschnitt ebenso, so ist, trotzdem der gesammte Zuwachs dann $z_1 + z_2$ beträgt, die wirkliche Verlängerung nur z_1, der ganze Zuwachs z_2 ist durch die Verkürzung ausgeglichen worden. Sowie der Zuwachs gleich der Verkürzung wird, verändert die Zelle ihre Länge nicht mehr; da nun aber das Wachsthum am Stengel wie an der Wurzel nach oben und unten von der Zone des Wachsthumsmaximum allmälig abnimmt, so

Digitized by Google

wird in den Regionen oberhalb und unterhalb jener Zone die Verkürzung der einzelnen Zelle beträchtlicher sein als die Verlängerung durch Wachsthum und durch Zusammenrücken angebrachter Marken zum Ausdruck kommen.

Besonders deutlich gelang es mir, die Verkürzung an solchen Pflanzen nachzuweisen, bei denen die Krümmungsfähigkeit auf kurze Regionen der Internodien beschränkt ist, wie bei *Tradescantia discolor*, bei welcher nur die basalen, in den Blattscheiden versteckten Internodialpartien Reizkrümmungen ausführen, ohne dass sie häufig ein Längenwachsthum erkennen liessen. Entfernt man sorgfältig die Blattscheide, so kann man leicht und sicher Marken anbringen, deren Verhalten über die Contraction der Concav- und die Verlängerung der Convexseite Aufschluss giebt. Es gingen auf das die Krümmung ausführende Stengelstück meist 4—5 mm-Theilstriche und die Verkürzung betrug auf 4 mm meist 0,5 mm, also **12,5 %**. Da während der Krümmung eine Zellvermehrung durch Theilung nicht stattfindet, muss das Verhältniss der Länge der analogen Zellen am ungekrümmten Stengel und an der Concavseite des gekrümmten dasselbe sein, wie das der ursprünglichen Länge des gemessenen Stengelstücks und der Länge der Concavseite. Ich bestimmte deshalb an Schnitten unter dem Mikroskop die Zelllänge und fand

Länge der Zellen an der Concavseite (3. Schicht) 8. 8. 10. 8. 9. 9. 8. 8. 10.
„ „ „ „ „ Convexseite (3. Schicht) 10. 10. 11. 10. 11. 12. 11. 12. 12.

also im Mittel

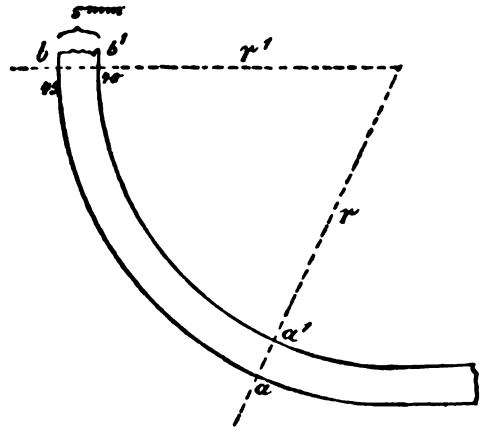
Länge der Concavzellen 8,66,
„ „ Convexzellen 11,

darnach Länge der Zellen in der neutralen Achse = 9,83, folglich ist der Betrag der Verkürzung 9,83—8,66 = 1,17 = **11,8 %**. Die Vergrösserung des Querdurchmessers der in's Auge gefassten Zellen betrug, da der Querdurchmesser der Concavzellen schwankte zwischen 10—11,5 und der Convexzellen zwischen 7,5—8, **14,9 %**.

Es musste von Interesse sein, einmal an einem speciellen Beispiel die Grösse der Verkürzung und die Längendifferenz der gegenüberliegenden Zellen zu berechnen. Ein in nebenstehender Figur abgebildeter Stengel, der etwa die Dicke eines jungen *Vicia Faba*-Stengels hat, und die Krümmung zeigt, welche ein *Vicia*-Stengel im mittleren Verlauf des Krümmungsprocesses zeigt, hat einen Krümmungsradius von 40 mm auf der Concav- und 45 mm auf der Convex-Seite. Die Längen der beiden antagonistischen Seiten des Stengels zwischen den Radien r und r' betragen beziehungsweise 50 und 45 mm, verhalten sich also wie 10:9, die Verkürzung jeder Concavzelle macht also 5,2 % aus und die Längendifferenz zwischen einer Convex- und Concavzelle 10,7 %. Dieser Procentsatz wird sich naturgemäss mit der Dicke des Stengels und der Stärke der Krümmung

Digitized by Google

ändern. Bei *Tradescantia* hatte ich durch Messung eine Verkürzung von 11,8% gefunden, einen weit grösseren Werth, der sich durch den auffallend kleinen Krümmungsradius hinreichend erklärt.



An einem rechtwinklig gekrümmten *Tradescantia*-Knoten fand ich folgende Maasse:

Länge der Concavzellen (fünfte Schicht unter der Epidermis) 9. 5. 7. 8. 6. 6. 6. 7. 5 = **6,55** Theilstr. d. Sc.

Länge der Convexzellen 15. 21. 17. 16. 17. 17. 16. 17. 16 = **16,88** Theilstr. d. Sc.

Länge der entsprechenden Zellen am geraden Theile 12. 8. 9. 7. 8. 11. 11. 12. 10 = **9,77** Theilstr. d. Sc.

Hier ist die Contraction noch intensiver, sie beträgt 33,3%; es handelt sich aber auch um eine rechtwinklige Krümmung eines relativ dicken Stengels und um äusserst kleine Krümmungsradien. Noch ansehnlicher müssten die Contractionserscheinungen zum Ausdruck kommen an einem Knoten, in welchem eine Krümmung von mehr als 90° stattgefunden hatte. Zur vollkommenen Klarlegung dieses Punktes habe ich auch die Zellen der geraden Knoten über und unter dem gekrümmten gemessen und im Mittel folgende Zahlen erhalten:

Länge der Zellen der vierten Parenchymschicht unter der Epidermis in Theilstrichen der Mikrometerscala:

am geraden Knoten unter der Krümmung (älterer Knoten) 10—11,

„ „ „ über der Krümmung (jüngerer Knoten) 9—10,

am gekrümmten Knoten Oberseite 5—8, Unterseite 11—20.

Das bedeutet eine veritable Verkürzung der betreffenden Concavzellen um 35% ihrer Länge.

Digitized by Google

Capitel III.
Grasknoten.

Noll zieht in seiner erwähnten Abhandlung die Grasknoten heran, um die Gesammterscheinungen der Reizkrümmungen zu beleuchten, und in der That hat es bei einem flüchtigen Ueberblick über die Vorgänge an den dem Gravitationsreiz ausgesetzten Grashalmen den Anschein, als sprächen diese Vorgänge für die Richtigkeit der Anschauung, nach welcher eine Wachsthumsförderung auf der Convexseite (in Folge gesteigerter Ductilität der Membranen auf dieser Seite) der maassgebende Factor und das agens movens bei den Reizkrümmungen der Grasknoten im Besonderen und allen Reizkrümmungen im Allgemeinen sei, da von einer Retardation des Wachsthums auf der Concavseite im Sinne Wortmann's als Veranlassung der Krümmung hier deshalb keine Rede sein kann, weil die Zellen der Oberseite vor dem Einfluss der Schwerkraft überhaupt nicht mehr wuchsen.

Wir stehen in Bezug auf die Grasknoten vor folgenden Thatsachen:

1. Ein vertikalstehender Grashalm von gewissem Alter wächst in seinem Knoten nicht mehr oder der Zuwachs ist ganz minimal.
2. Derselbe horizontal am Klinostaten sich drehende Grasstengel lässt ein deutliches Längenwachsthum der Knoten erkennen. (Elfving.)
3. Am horizontal gelagerten ruhenden Grashalm verkürzt sich die Oberseite, während sich die Unterseite des Knotens verlängert, wie aus folgenden Zahlen (Sachs) hervorgeht:

Zea Mays (Knotenlängen):

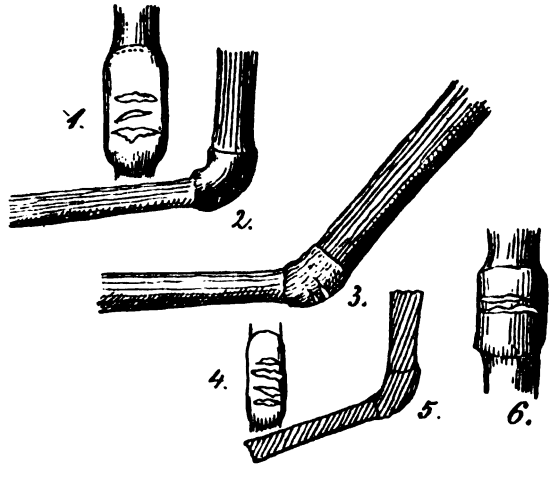
	vor der Krümmung	nach der Krümmung
Oberseite	4,0 mm	3,0 mm
Unterseite	5,0	11,0
Oberseite	5,0	4,5
Unterseite	5,0	12,5
Oberseite	3,6	3,0
Oberseite	4,0	3,5.

Der Inhalt dieser Sätze lautet mit anderen Worten: Der Schwerkraftreiz ruft im Grasknoten allseitiges Wachsthum hervor, wenn er in Folge der Klinostatenbewegung des Halmes allseitig zu wirken vermag. Kann er beim horizontalliegenden ruhenden Halm nur von einer Seite wirken, so verkürzt sich die Oberseite und verlängert sich die Unterseite. Da nun aber, wie man durch Messungen eruiren kann, die Verlängerung des Knotens am horizontaldrehenden Halm geringer ist, als die Verlängerung der Convexseite am horizontalen und ruhenden Halm, so folgt daraus, dass das Wachsthum im ersteren Falle herabgedrückt wird und zwar, wie ich annehme, durch die Contraction der jedesmalige Concav-

Digitized by Google

seite. Diese Contraction selbst wird freilich fortwährend durch die darauffolgende beträchtliche Verlängerung verdeckt, welche erfolgt, wenn die betreffende Seite bei der Rotation nach unten zu liegen kommt. Nach Noll soll die Schwerkraft allein einen Streckungsvorgang auf der Convexseite in's Leben rufen, welcher, indem er die Krümmung herbeiführt, die Concavseite mechanisch zusammenpresst und kürzer macht. Die Oberseite zeigt daher öfters Querfältchen und Knickungen.

Als ich jedoch eine grosse Zahl von gekrümmten Grasknoten genauer untersuchte, fand ich seltsamer Weise ebensoviele, wenn nicht mehr, mit ganz glatter Oberseite, wie mit gerunzelter, ein Beweis, dass ein mechanisches Zusammenpressen der Oberseite häufig nicht stattfindet. Wird nun aber die Concavseite nicht durch Druck von Seiten der convexen verkürzt, so muss die messbare Verkürzung der Oberseite durch selbstständige Contraction der sie formirenden Zellen erfolgen und damit wäre die oben auf Grund des Klinostatenversuchs gemachte Annahme wahrscheinlich gemacht und es würden sich die Grasknotenkrümmungen in Bezug auf ihren Mechanismus den Reizkrümmungen an Stengeln und Wurzeln nähern. Dass eine selbstthätige Contraction der Concavseite in der That vorhanden ist, scheint mir zweifellos daraus hervorzugehen, dass die Convexseite häufig starke und tiefe Querrisse zeigt, welche nicht entstehen könnten, wenn die Convexseite nur activ durch Zellenwachsthum sich verlängerte. Das Einreissen der Unterseite, das an den nebenstehenden



nach der Natur gezeichneten Figuren ohne weiteres in's Auge fällt, kann nur die Folge eines auf die peripheren Gewebe der Unterseite ausgeübten Zuges sein und dieser wird durch active Contraction der Oberseite bewirkt. Mit demselben Rechte, mit welchem von Noll die Querfalten an der Concavseite als Beweis für die Activität der Convexseite ins Feld ge-

Digitized by Google

führt wurden, thue ich dies mit den Querrissen der Convexseite als Beweis für die Activität der Oberseite. Der Gravitationsreiz regt, das lehrt der Klinostatenversuch, Längenwachsthum in den Knoten an, allein daraus geht keineswegs hervor, dass eine Bevorzugung im Wachsthum der Convexseite allein genügt, eine Krümmung herbeizuführen. Aus eben angeführten Gründen muss ich vielmehr annehmen, dass zunächst eine Contraction der Concavseite auch beim Grasknoten die Krümmung veranlasst, wie bei den knotenlosen Stengeln und Wurzeln. Das mikroskopische Bild der Längs- und Querschnitte durch den gekrümmten Knoten entspricht meiner Deutung ebenso wie der Noll'schen, der häufige Mangel jeder Fältelung der Concavseite auch bei rechtwinklig gekrümmten Knoten jedoch spricht mehr für die meinige als für letztere. Der Querdurchmesser der Concavzellen ist grösser als der Längsdurchmesser, auf der Convexseite ist es gerade umgekehrt.

Auch die Grasknoten ähnlichen Gelenkstücke der *Tradescantia*-Stengel lassen selbst bei intensivster Krümmung (um 90°, 120° und mehr) Fältelung an der Concavseite niemals erkennen, was geschehen müsste, wenn die thatsächlich vorhandene Verkürzung (siehe Anfang dieses Capitels) der Concavseite nur rein passiv und Folge der Kraftäusserung von Seiten der Concavseite wäre.

Ohne an dieser Stelle auf die Verhältnisse am Grasknoten näher eingehen zu wollen (ich werde dies demnächst an anderem Orte thun), will ich nur hervorheben, dass der Krümmungsmechanismus beim Grasknoten nicht im Stengel selbst, sondern in der Blattscheide seinen Sitz hat; der unterste Theil der Blattscheide führt selbstthätig eine Krümmung aus, die der eingeschlossene dünne Stengel passiv mitmacht. Die Grasknotenbewegung gehört daher in eine Kategorie mit den Bewegungen der Blattstielgelenke von *Phaseolus* etc. Eine active Betheiligung des Stengels bei der Krümmung ist schon deshalb ausgeschlossen, weil derselbe meist unverschiebbar fest in der Blattscheide eingebettet liegt und daher die Scheide an der Concavseite einfalten müsste, was nicht der Fall ist, wie bereits hervorgehoben. Der Kraftaufwand ist jedoch bei dem Grasknoten viel beträchtlicher, weil bei ihm nahe der Peripherie eine grosse Anzahl mächtiger Sklerenchymbündel parallel der Axe verläuft, während beim Blattgelenk alle Festigungsgewebe central gelagert sind. Ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, dass bei den Grasknoten durch active Betheiligung des Gewebes der Convexseite die Energie des Krümmungsmechanismus vergrössert wird, deutet darauf doch das gesteigerte Wachsthumsbestreben hin, welches sich durch Wulstbildung an der Unterseite zu erkennen giebt, wenn horizontat gelegte Grasknoten gewaltsam an der Bewegung gehindert werden (de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880. Bd. 9. p. 482; Noll l. c. p. 509). Trotzdem ist die bisher vernachlässigte Contraction der Concavseite auch hier deutlich zu constatiren und darf

Digitized by Google

neben der hier selbstthätigen Vergrösserung der Convexseite nicht vergessen werden.

Mit der Verkürzung der Concavzellen durch Turgorsteigerung muss eine Erweiterung dieser Zellen in der Querrichtung Hand in Hand gehen, denn wenn sich eine Zelle von der Längsschnittsform $a\,b\,c\,d$ und der Länge $a\,b$ auf die Länge $a\,b'$ verkürzt, muss sich der aequatoriale Durchmesser der Zelle von $b\,c'$ auf $b\,c + 2\,x$ vergrössern, wobei x eine Function von dem Verkürzungsmaass ist. Diese Erweiterung der Concavzellen ist am gekrümmten Organ deutlich zu constatiren, ebenso am gekrümmten Grasknoten als am Stengel und der Wurzel. Sachs beobachtete sie früher an den Wurzeln von *Vicia Faba* und *Aesculus Hippocastanum* (Arb. d. bot. Instituts in Würzburg. 1872. Bd. 1. p. 462, 469).

Folgende von mir ausgeführte Messungen illustriren das Gesagte:

Pisum sativum. Stengel.

I. Grösste Weite der Zellen der ersten Reihe von Parenchymzellen unter der Epidermis (am Längsschnitt gemessen)

auf der Concavseite 14. 16. 16. 16. 12. 14. 15. 17. 15. 14.
auf der Convexseite 11. 10. 10. 10. 11. 12. 13. 12. 10. 11.
im Mittel
auf der Concavseite **14,9**
auf der Convexseite **10,9**
das bedeutet also eine Weitendifferenz von **26,7 %** im Aequator der Zelle.

II. Weite der Zellen der zweiten Reihe von Parenchymzellen unter der Epidermis (am Längsschnitt gemessen)

auf der Concavseite 16. 18. 19. 16. 18. 19. 16. 18. 17. 17.
auf der Convexseite 15. 16. 17. 14. 11. 12. 14. 13. 12. 13.
im Mittel
auf der Concavseite **17,4**
auf der Convexseite **13,7**
das bedeutet eine Weitendifferenz im Aequator der Zelle um **21,2 %**.

III. Auf dem Querschnitt gemessene Weiten der Eqidermiszellen

auf der Concavseite 10. 10. 11. 10. 11. 13. 13. 16. 12.
auf der Convexseite 10. 8. 9. 6. 12. 13. 8. 9. 10.
im Mittel
auf der Concavseite **10,66**
auf der Convexseite **9,22**
das ist eine Weitendifferenz von **14,4 %**.

U-förmig gebogener Stengel von *Vicia Faba*.

Weite der Rindenparenchymzellen (8. Reihe) auf der
Concavseite 6. 6. 6. 6. 5. 6 = **6,10** Theilstr. d. Sc.,
Convexseite 4. 4. 4. 4. 4. = **4.** Theilstr. d. Sc.

Weite der Epidermiszellen auf der
Concavseite radial 2,5—3 Theilstr. d. Sc.
tangential 2—2,5 „ „ „
Convexseite radial 2 „ „ „
tangential 1—1,5 „ „ „

Digitized by Google

Wären diese Epidermiszellen-Querschnitte rechteckig, so würden sie sich zu einander verhalten wie 5—7,5 (Concavseite) zu 2—3 (Convexseite) Flächeneinheiten.

Rechtwinklig gekrümmter Basaltheil eines Internodiums von *Tradescantia discolor*.

Weite der Concavzellen (5. Schicht) 9. 9. 8. 8. 9. 8. 9. = 8,57 Theilstr. d. Sc.
„ „ Convexzellen („ „) 7. 7. 7. 6. 7. 7. 6. = 6,71 „ „ „

Die Weite der entsprechenden Zellen am ungekrümmten analogen Stengeltheil liegt etwa in der Mitte zwischen diesen Werthen.

etc.

Hyacinthus candicans. Wurzel.

Grösste Weite der Zellen der dritten Schicht unter der Epidermis

auf der Concavseite 5. 6. 5. 6. 7. 6. 5.
auf der Convexseite 5. 4. 4. 5. 4. 4. 5.
im Mittel
auf der Concavseite 5,7
auf der Convexseite 4,4
also eine Weitendifferenz von 22,8 %.

Pisum sativum. Wurzel.

I. Weite der Zellen an der Concavseite 12 Theilstr. der Scala,
„ „ „ „ „ Convexseite 7—9 „ „ „
II. „ „ „ „ „ Concavseite 12 „ „ „
„ „ „ „ „ Convexseite 6—8 „ „ „
das ist eine Differenz von 33,33—4,16 %.

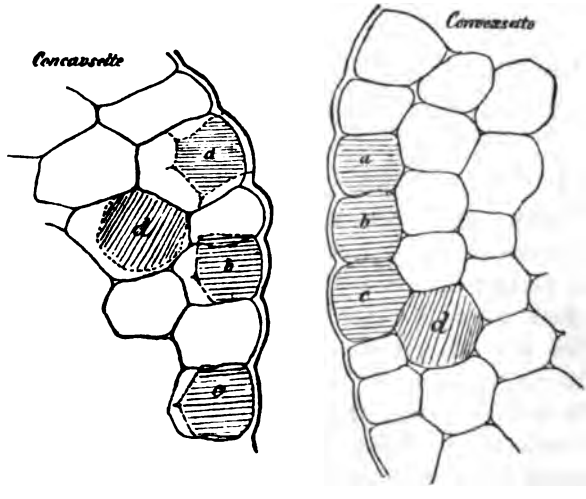
Die angeführten Zahlenreihen, welche keinen Zweifel darüber lassen, dass die Concavzellen weiter sind als die Convexzellen, bringen noch einige andere Verhältnisse dem Verständniss näher. Wenn jede Concavzelle Tonnenform annimmt, der Querdurchmesser in der Mitte zwischen den Endflächen also am grössten ist, um nach letzteren hin allmälig abzunehmen, so würden, wenn alle Zellen einer bestimmten Parenchymschicht gleich hoch stünden, die vom Querschnitt durch das Organ getroffenen gleichwerthigen Zellen auf demselben Schnitt annähernd gleich weit, auf verschiedenen Schnitten dagegen von verschiedener Weite sein müssen. Nun stehen die Zellen ein und derselben Schicht aber meist nicht auf gleicher Höhe, woraus folgt, dass die Zellquerschnitte auf ein und demselben Organquerschnitt ungleich sein werden, wogegen die Zellquerschnitte der cylindrisch gebliebenen, nicht umgeformten Convexzellen auf demselben Schnitt sowohl, als auf verschiedenen Organquerschnitten annähernd gleich sein werden. In der That schwanken die Durchmesser-Maasse auf der Concavseite weit mehr, als auf der Convexseite, wie man in obigen Zahlenreihen erkennt. Es würde daher richtiger sein, zum Vergleich nur die weitesten Zellquerschnitte auf der Concavseite heranzuziehen.

Digitized by Google

Ferner hängt hiermit zusammen, dass die Zellen an der Concavseite oft in sehr auffallendem Grade kreisförmigen Querschnitt zeigen und grössere Zwischenzellräume zwischen einander lassen als die häufig auf dem Querschnitt unregelmässig contourirten und in geringerem Maasse mit Intercellularen ausgestatteten Zellen der Convexseite.

Endlich weisen auch die in radialer oder tangentialer Richtung eintretenden Abplattungserscheinungen der Convexzellen darauf hin, dass diese Zellen sich unter dem Einfluss eines Druckes umgeformt haben, der von aussen her auf sie eingewirkt hat und eben durch die Zugwirkung entsteht, den die Concavseite auf die gegenüberliegende ausübt.

Sehr deutlich tritt die Differenz in der Weite zwischen den Zellen der antagonistischen Seiten des gekrümmten Organs entgegen, wenn man die gegenüberliegenden Zellnetze eines Querschnittes durch die Krümmungszone mit dem Zeichenprisma unter sonst ganz gleichen Verhältnissen aufzeichnet; ich habe dies bei zahlreichen Ocjecten gethan und reproducire hier einige der erhaltenen Bilder.



In den beistehenden Figuren ist, um die Weitendifferenzen mehr in's Auge fallen zu lassen, eine Anzahl der Zellenquerschnitte der Convexseite in die der Concavseite eingetragen worden. Ebenso instructiv sind die auf Tafel III. Figg. *A*—*F* wiedergegebenen Zellnetze.

Fig. *A* und *B* sind Querschnitt-Fragmente durch den gekrümmten Theil des Stengels von *Vicia Faba*. In beiden Fig. erkennt man die starke Abrundung der Concavzellen, die palissadenartige Streckung der Epidermiszellen auf der Oberseite und die wenn auch schwache Tendenz der tangentialen Abplattung der unteren Epidermiszellen. Fig. *C* stellt

Digitized by Google

die Querschnitte der ober- und unterseits gelegenen Zellen des noch fast geraden basalen Theils der Krümmung eines Stengel von *Pisum sativum* dar. Auch hier sind die Zellen an der Oberseite deutlich weiter, dickwandiger und mehr abgerundet als an der Unterseite. In Fig. *D* sind Querschnitte von Zellen aus der dritten Parenchymschicht (unter der Epidermis) eines älteren gekrümmten Stengels von *Pisum sativum* und zwar a von der Concav-, b von der Convexseite. Die Zelle 1 hat dicke Wand und ist in Folge inneren Druckes von fast kreisrundem Querschnitt; die Zellen 2 und 3 dagegen sind dünnwandig, ihre Querschnittsform verräth, dass ihr Turgor nicht im Stande gewesen ist, die Membranen zu spannen. Dass die Zellen 2 und 3 einen geringen Querschnitt besitzen, ergiebt sich aus Fig. *Da*, in welcher in die Zelle 1 die Querschnitte der Zellen 2 (><) und 3 (><><) eingetragen sind. Dasselbe gilt von den Figuren *E* und *F*. Die Figuren *Fa* und *b* sind Schnitte durch die Epidermis eines geotropisch gekrümmten *Pisum*-Stengels, von welchem oben eine Lamelle abgetragen worden war. *Fa* ist der Gegend *a* der Fig. *G* entnommen, *Fb* der Region *b* der Fig. *G*. Die durch die Operation erzeugte Oberseite des Stengels verhält sich, wie man sieht, wie die normale Oberseite des intacten Stengels.

Turgor.

Bei den Reizkrümmungen wachsender vielzelliger Organe setzte man bisher Differenzen in der Turgorausdehnung der Zellen auf der Convex- und Concav-Seite derart voraus, dass die Zellen der Convex-Seite stärker gedehnt sind. Die beobachtete Differenz in der Turgorausdehnung sollte nach de Vries Folge einer vermehrten Turgorkraft und diese wieder Folge einer vermehrten Bildung osmotisch wirkender Substanzen in den Zellen der convex werdenden Seite des Organs sein. Nach de Vries ruft der Reiz also eine Ansammlung oder Mehrproduction osmotisch wirksamer Substanzen an der späteren Convexseite des Organs hervor. Den Nachweis einer Zunahme dieser Stoffe in den Zellen der Convexseite hat jedoch de Vries bekanntlich nicht geliefert. Nach Kraus's Untersuchungen ist der Zellsaft in geotropisch und heliotropisch gekrümmten Stengeln auf der convexen Seite sogar procentisch ärmer an Zucker und freier Säure, d. h. an osmotisch wirksamen Substanzen, also minder concentrirt als der Zellsaft auf der concaven Seite. Um diesen Widerspruch zu lösen und zugleich zu prüfen, ob die von Kraus[1]) erhaltenen Resultate richtig oder in Folge der angewandten Methode irrige seien, untersuchte Wortmann

[1]) Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze. II. Der Zellsaft und seine Inhalte. Abhandl. d. Naturforsch-Ges. zu Halle. XV. Bd. 1882.

Digitized by Google

»eine ganze Anzahl von Stengeln in frischer geotropischer Krümmung nach der plasmolytischen Methode auf die Turgorkraft der Zellen der convexen und concaven Seite und erhielt immer das übereinstimmende Resultat, dass thatsächlich keine Differenz in der Turgorkraft der Zellen auf beiden Seiten vorhanden ist; denn partielle Abhebung des Plasma's von der Membran trat sowohl in den Zellen der convexen als der concaven Seite immer bei derselben Concentration der Salz- (Salpeter) Lösung gleichzeitig ein.« (Ber. d. deutschen bot. Ges. Bd. V. 1887. p. 461). Weiter unten sagt Wortmann wörtlich: »das zeigt zur Evidenz, dass bei der geotropischen Krümmung keine Differenz in der Turgorkraft der Zellen der antagonistischen Seiten vorhanden ist, dass also keine Mehrproduction von osmotisch wirksamen Substanzen in den Zellen der convex werdenden Seite, auf welcher dann die Differenz in der Turgorausdehnung beruhen könnte, stattfindet. Letztere beruht also nicht auf einer Differenz im Turgor der beiden antagonistischen Seiten!« Wortmann begrüsste diesen Befund mit Freuden, denn er glaubte in ihm wiederum eine Uebereinstimmung erblicken zu dürfen in dem Verhalten der vielzelligen und der einzelligen Organe, denn auch bei letzteren werde ja bei gleichem Turgordrucke die Krümmung hervorgerufen durch eine Differenz in der Turgorausdehnung der Membran auf der convexen und concaven Seite, insofern nämlich letztere durch Verdickung weniger dehnbar werde als erstere.

Es sei noch erwähnt, dass auch Wiesner in seinen »Heliotropischen Erscheinungen« (Wiener Sitzber. Vol. IXXXX. 1880. p. 7. Wien. Druckschriften 1882. 43. Bd. 1—92) das Anwachsen der osmotischen Kraft in den Zellen der Convexseite für einen mitwirkenden Factor beim Zustandekommen der Reizkrümmungen vielzelliger Organe hält, nur dass er als zweiten Factor noch die auf der Licht-Seite sich verringernde Ductilität der Membranen einführt. Mit anderen Worten: nach Wiesner's Auffassung der Mechanik der heliotropischen Reizkrümmungen ermöglicht die Herabsetzung der Dehnbarkeit der an der Lichtseite des Organs gelegenen Zellmembranen die Krümmung, vollzogen wird dieselbe durch die Turgorkraft und begünstigt durch die thatsächlich stattfindende Turgordifferenz an Licht- und Schattenseite des Organs. Allein weder die Verminderung der Ductilität der Concavmembranen, noch die Steigerung des Turgors der Convexzellen hat Wiesner experimentell nachgewiesen, Beides vielmehr nur aus dem Verhalten gekrümmter Organe bei der Plasmolyse gefolgert; selbst der Versuch, beide Phaenomene theoretisch zu erklären, wird von Wiesner als zur Zeit aussichtslos hingestellt, da die Vermuthung, ob nicht durch das Licht die Durchlässigkeit des Protoplasmas gefördert und hierdurch der Turgor der Lichtseite herbeigeführt werde, sich als nicht controllirbar erwies. Alle

Digitized by Google

Versuche, durch Beleuchtung Plasmolyse zu erzeugen, ergaben durchweg negative Resultate.

Da ich mich seit Jahren mit den Reizerscheinungen der Pflanzenorgane beschäftige, musste es mir naturgemäss auffallen, dass über die Turgorvertheilung in durch Reiz gekrümmten Organen so verschiedene Behauptungen aufgestellt worden waren. De Vries (ebenso Wiesner) hält den Turgor der Zellen auf der Convexseite für grösser als auf der Concavseite, Kraus findet die Convexseite ärmer an osmotisch wirksamen, also turgorsteigernden Substanzen als die Concavseite und Wortmann glaubt, die goldene Mitte sei auch hier das Rechte, nach ihm ist eine Differenz im Turgor der Zellen beider Seiten überhaupt nicht vorhanden. Wer hat nun Recht? Ich werde den Nachweis erbringen, dass unter diesen drei Meinungen die von Kraus die allein richtige ist. Bei der mikrochemischen Untersuchung der gekrümmten Partien geotropisch gebeugter Stengelorgane konnte ich immer eine Anhäufung kupferreducirender Substanzen an der Concavseite deutlich erkennen, eine Beobachtung, welche demnach die früher von Kraus gemachte vollauf bestätigte. Darnach sah ich mich genöthigt, zunächst a priori die grössere Turgorkraft in die Zellen der Concavseite zu verlegen. Die de Vries'sche entgegengesetzte Behauptung war nicht experimentell gestützt, wohl aber die von mir ebenfalls abweichende Wortmann'sche. Was den Turgor betrifft, befindet sich Wortmann in einer auffallenden Unklarheit. In seiner Arbeit »Zur Kenntniss der Reizbewegungen« (Bot. Ztg. 1887. No. 48—51) acceptirt er, ohne selbst zu prüfen, die richtigen und werthvollen Befunde von Gr. Kraus (Abth. d. naturf. Ges. zu Halle. XV. Bd. 1882. »Ueber die Wasservertheilung der Pflanzen.« II. Der Zellsaft und seine Inhalte), hält aber die Differenz in der Concentration des Zellsaftes auf den antagonistischen Seiten für eine secundäre Erscheinung, für eine Folge des verschieden intensiven Membrandickenwachsthums der gegenüberliegenden Zellen. »Denn in dem Maasse, als auf der concav werdenden Seite durch die Verdickung der Membran die Wasseraufnahme der Zellen vermindert wird, sagt Wortmann, muss selbstverständlich die Concentration des Zellsaftes eine grössere werden, als in den relativ viel Wasser aufnehmenden Zellen der convexen Seite.« Auf derselben Seite jedoch führt Wortmann die Beobachtung von Kraus an, dass schon unmittelbar nach dem Horizontallegen eines negativ geotropischen Stengels eine absolute Verminderung von freien Säuren im Zellsaft der convex werdenden Zellen stattfindet, d. h. doch mit anderen Worten, die Differenz im Gehalt an osmotisch wirkenden Stoffen zwischen Oben und Unten geht der Krümmung voran, ist also keinesfalls erst Folge derselben. Eine merkwürdige Probe seiner Weise zu schliessen hat Wortmann auf der zweiten Hälfte der Seite 18 der oben genannten Abhandlung (Sep. Abdr.) geliefert. Er schreibt: »Allein nach Kraus

Digitized by Google

findet auch in krümmungsunfähigen Stengeln eine Wasserwanderung zur Unterseite und eine Verminderung der absoluten Zuckermenge unterseits statt. Aus diesen Thatsachen ist von Kraus richtig geschlossen worden, dass die ungleiche Stoffvertheilung nicht erst eine Folge eingeleiteten ungleichen Längenwachsthums ist; ferner aber auch, dass die ungleiche Stoffvertheilung allein nicht im Stande ist, eine Krümmung zu veranlassen; ein Internodialstück bedarf dazu noch anderer Eigenschaften, gewisse Verhältnisse des Turgors der Zellen zu der Dehnbarkeit der Membranen etc. Der gleiche Befund gilt auch für heliotropische Erscheinungen. Diese mit der Krümmung nicht unmittelbar im Zusammenhang stehenden Veränderungen in der stofflichen Zusammensetzung der Zellsäfte des ganzen Organs könnten vielleicht Folge der auch in nicht krümmungsfähigen Internodien vor sich gehenden Plasma-Wanderung sein«.' Wortmann ist mit anderen Worten der Ansicht, dass, weil die ungleiche Stoffvertheilung auch in krümmungsunfähigen Stengeln stattfindet, sie nicht Ursache der Krümmung sein kann; analog hierzu müsste nun Wortmann schliessen: weil die Plasmawanderung auch in nicht krümmungsfähigen Internodien vor sich geht, kann sie nicht Ursache der Krümmung sein, das wäre logisch; allein Wortmann übersieht diese heillose Confusion und — baut eine ganze Theorie der Krümmungsmechanik auf der Plasma-Wanderung auf! Doch hiermit noch nicht genug. Am 17. December 1887, also in demselben Jahre, in welchem obige Abhandlung erschien, sandte Wortmann an die deutsche Botanische Gesellschaft seinen Aufsatz: »Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe«, in welchem er mittheilt, dass er eine ganze Anzahl von Stengeln in frischer geotropischer Krümmung auf die Turgorkraft der Zellen der convexen und concaven Seite untersucht und immer das übereinstimmende Resultat erhalten habe, dass thatsächlich keine Differenz in der Turgorkraft vorhanden sei und dass demnach nicht eine solche, sondern eine Differenz im Membrandickenwachsthum eine differente Turgorausdehnung der Zellen der antagonistischen Seiten herbeiführt. Während also Wortmann in der ersten Arbeit für einen Mehrgehalt an osmotischen Substanzen in den Zellen der Convexseite, also auch für einen stärkeren Turgor daselbst, ist, spricht er sich wenige Wochen später in der zweiten für die Existenz eines gleichen Turgors auf den entgegengesetzten Seiten des geotropisch gereizten Organs aus, ohne auch nur den Versuch zu machen, sich und Andere über die Differenz zwischen beiden Behauptungen aufzuklären. Er durfte dies keinesfalls unterlassen, da ein Turgorplus auf der Oberseite, wie ein solches nach Kraus' Befunden schon damals nicht unmöglich erscheinen musste, die Wirkung eines postulirten Plus in der Membrandicke aufzuheben im Stande sein konnte.

Digitized by Google

Auch in seinem Aufsatz »Ueber die Beziehungen der Reizbewegungen wachsender Organe zu den normalen Wachsthumserscheinungen«. (Bot. Ztg. 1889. No. 28—30) behält Wortmann diese Auffassung bei, denn er sagt: »Auch der Turgordruck wirkt beim vielzelligen Organe allseitig gleich: eine Differenz in der Turgorkraft auf Ober- und Unterseite des sich krümmenden Organs ist nicht vorhanden. Diese Thatsache wurde von mir zuerst hervorgehoben und durch Versuche bewiesen und dadurch erst die längst geahnte Uebereinstimmung in der Mechanik des Krümmungsvorganges bei einzelligen und vielzelligen Organen klargelegt.« (p. 4 d. S.-Abdr.).

Wortmann beruft sich in seiner 89er Arbeit auf die Bestätigung seiner Turgorbestimmungen von Seiten Noll's, weshalb es geboten erscheint, auch die Auslassungen dieses Forschers zu discutiren. Es empfiehlt sich, denselben selbst reden zu lassen, geht doch aus seinen Worten am deutlichsten hervor, dass seine Beobachtungen nicht weniger für meine Meinung als für die Wortmann's zeugen. »Ich habe«, schreibt Noll, (Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. III. Heft 4. 1888. p. 496 ff.), in ähnlicher Weise (wie W.) eine ganze Reihe von Beobachtungen mit den verschiedensten Pflanzenorganen während der Reizkrümmung vorgenommen. Lösungen von Salpeter, von Glycerin, oder Glycerin, Eiweiss und Zucker wurden bei Versuchen so verdünnt, dass sie noch keine Plasmolyse hervorriefen. In kleine Mengen dieser Lösungen wurden dann Längsschnitte des gekrümmten Organs (mit unverletzten Zellen) offen auf den Objektträger gebracht und die entgegengesetzten Seiten beständig auf Plasmolyse hin beobachtet, während sich der Plasmolysator allmälig durch Verdunstung concentrirte. Die Resultate waren dieselben, wie sie Wortmann erhalten hatte; in sehr stark und rasch gekrümmten Organen war sogar in Uebereinstimmung mit den von Kraus erhaltenen Ergebnissen die osmotische Kraft der Convexseite sichtlich schwächer als die der concaven; die längeren Zellen auf der Convexseite zeigten sich oft, wenn auch wenig, früher plasmolysirt«.

Ich muss gestehen, dass ich eine Bestätigung der Wortmann'schen Beobachtungen aus diesen Worten nicht herauslesen kann, denn gerade an den besten Objecten, an den stark und rasch gekrümmten Organen, war die osmotische Kraft der Convexseite »sichtlich schwächer« als die der concaven. Die längeren Zellen der Convexseite zeigten sich früher plasmolysirt! Mit diesem Schlusssatze hebt Noll gerade das auf, was er im Satz vorher gesagt, denn entweder tritt die Plasmolyse am negativ geotropisch gekrümmten Stengel erst oben, oder erst unten oder oben und unten gleichzeitig ein. Es ist ein Unding zu sagen, ich be-

Digitized by Google

stätige die Beobachtung des gleichzeitigen Eintritts der Plasmolyse oben und unten, sah sie aber bei besonders guten Krümmungen unten früher eintreten als oben! (p. 511) [1]) Dann wenigstens muss dieser Widerspruch gerade in Bezug auf den wichtigsten Punkt der ganzen Frage genügend gewürdigt und der Versuch gemacht werden, ihn zu beseitigen. Aber weder Noll noch Wortmann haben ihn beachtet und dadurch haben sie sich Beide den Weg abgeschnitten, auf dem allein sie zur richtigen Erklärung des Krümmungsmechanismus gelangen konnten. Wie ich weiter unten mittheilen werde, habe ich auch an schwach gekrümmten Organen d. h. an solchen, bei denen die Reizkrümmung sich noch in den ersten Stadien befand, mit Bestimmtheit und ohne Schwierigkeit die grössere osmotische Leistung der Concavzellen beobachten können, ja sogar ehe der horizontalgelegte Stengel überhaupt noch seine Spitze erhob, war der frühere Eintritt der Plasmolyse in den unterseitigen Zellen zu sehen, und auf diese letzte Thatsache ist selbstverständlich ein ganz besonderes Gewicht zu legen.

Es musste sich deshalb empfehlen, zur experimentellen Entscheidung der vorliegenden Frage dieselbe Methode in Anwendung zu bringen, deren Wortmann sich bedient hatte. Ich plasmolysirte daher Längs- und Querschnitte aus der Region der stärksten Krümmung, und zwar benutzte ich verschiedene Objecte, geotropisch gereizte Stengel von *Impatiens Sultani, Pisum sativum, Vicia Faba* etc., geotropisch gereizte Wurzeln von *Hyacinthus orientalis, Vicia Faba, Phaseolus multiflorus* etc. und constatirte übereinstimmend an allen Schnitten, dass die Abhebung des Plasmas von der Membran immer früher erfolgte in den Zellen der Convexseite als in denen der Concavseite.

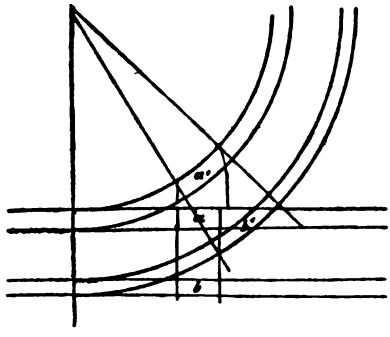
Der Turgor in den Zellen der Concavseite des gekrümmten Organs ist also grösser als der in den Zellen der Convexseite.

Es fragt sich nun weiter, ist diese Turgordifferenz nur eine Folgeerscheinung der Krümmung oder nicht. Es liegt auf der Hand, dass eine gleiche Differenz im Turgor der antagonistischen Zellen eintreten könnte als blosse Folge der Krümmung. Nehmen wir an, in den Zellen *a* und *b* der nebenstehenden Figur herrsche gleicher Turgor, so muss bei der stärkeren Verlängerung der Zelle *b* während des Krümmungsvorganges der Turgor in *b'* mehr herabgesetzt sein, als in der wenig vergrösserten Zelle *a'*. Auch unter der Voraussetzung, dass in den einander entsprechenden Zellen der Ober- und Unterseite eine gleich intensive Pro-

1) Auch weiter unten p. 525 sagt Noll: »dass der Turgor auf Concav- wie auf Convexseite gleichbleibt, beweist u. s. f.« und in einer Randbemerkung derselben Seite: »nur bei sehr raschen und kurzen Krümmungen ist ein kleiner Ausfall in der Turgorspannung der Convexseite manchmal bemerkbar«.

Digitized by Google

duction osmotisch wirksamer Substanzen stattfände, würde während des und nach dem Krümmungsvorgang die Zellen der Concavseite relativ reicher an solchen sich erweisen müssen als die der Convexseite. Trotz absoluter Zunahme an osmotischer Substanz können die Zellen der Convex-



seite noch eine relative Abnahme an derselben zeigen, wenn in Folge passiver Dehnung bedeutende Mengen Wassers in dieselben aufgenommen werden. Die Turgorkraft wird demnach auch bei gleich intensiver Production osmotischer Substanz auf allen Seiten doch in den Zellen der Oberseite stets grösser sein als in denen der Unterseite im Verlaufe des Krümmungsvorganges. Die Turgorverhältnisse am bereits gekrümmten Organ können daher bei der Frage nach der Entstehung der Krümmung als aufschlussgebend nicht betrachtet werden. Allein ich habe constatirt, dass bereits vor dem Eintritt der Krümmung eine Turgorzunahme auf der späteren Concavseite eintritt, [1]) und dass dieselbe sich erhält, wenn man die Krümmung künstlich ganz inhibirt. Das Turgorübergewicht auf der Concavseite ist demnach nicht eine Erscheinung, welche durch das Krümmungsphaenomen erst herbeigeführt wird, sondern es ist eine directe Reizwirkung. Selbstverständlich wird die Turgordifferenz der antagonistischen Zellen während der Krümmung aus rein physikalischen Gründen sich steigern in dem Maasse, als die Zellen der Convexseite an Volumen mehr zunehmen als diejenigen der Concavseite.

---

1) Ich befinde mich in dieser Frage in voller Uebereinstimmung mit Kraus, der seiner Zeit nachwies, dass »unmittelbar nach dem Horizontallegen eines negativ geotropischen Stengels eine absolute Verminderung von freien Säuren im Zellsaft der convex werdenden Zellen stattfindet.« Gleichzeitig mit diesen stofflichen Veränderungen geht eine Wasserbewegung von der Ober- nach der Unterseite vor sich, und dann erst beginnt die Krümmung sich äusserlich bemerkbar zu machen«, und an anderer Stelle: Die geringere Concentration des Zellsaftes auf der Unterseite ist schon in noch ungekrümmten horizontalliegenden Sprossen nachweislich«.

Digitized by Google

Turgorbestimmungen.

Pisum sativum. Stengel.

Beim geraden Stengel erfolgte etwa in der Gegend, wo die Krümmung in der Versuchspflanze auftrat, bei 2,5—2,75 %iger Salpeterlösung keine Plasmolyse, bei 3 %iger Lösung kam sehr bald ein Abheben der Plasmakörper zu Stande. 3 % Lösung rief an der Convexseite des gekrümmten Stengels sofort Plasmolyse, an der Concavseite erst nach einiger Zeit hervor.

Vicia Faba. Wurzel.

3 %ige Salpeterlösung bewirkte nach 20 Minuten langer Einwirkung, d. h. nachdem diese Lösung sich während dieser Zeit durch Wasserverdampfung noch hinreichend concentrirt hatte, in den Convexzellen deutliche Plasmolyse, in den Concavzellen erst später.

Wie *Pisum sativum*-Stengel verhielten sich die Stengel von *Impatiens Sultani*, *Vicia Faba*, die Blüthenstandsaxen von *Leontodon Taraxacum* etc., wie die Wurzeln von *Vicia Faba* die Wurzeln von *Hyacinthus orientalis* und *Phaseolus multiflorus*.

Genauere Untersuchungen ergaben beispielsweise für *Pisum sativum*-Stengel einen Unterschied in der Turgorkraft der Ober- und Unterseite von 0,5—1 % Kalisalpeter; es würde demgemäss in den Zellen der Unterseite, die bei 3 % Kalisalpeterlösung plasmolysiren, ein osmotischer Druck von 6,6 Atmosphären herrschen, in den Zellen der Oberseite, welche Plasmolyse erst bei 4 % Salpeter zeigen, ein solcher von 8,8 Atmosphären; selbst bei einem Plus von nur 0,5 % an der Oberseite macht sich ein Ueberdruck von 1,1 Atmosphäre daselbst geltend.

Wortmann fand in seinen etiolirten *Phaseolus*-Stengeln auffallend niedrige Turgorwerthe; er erhielt bereits bei 2,5 % Salpeterlösung Plasmolyse auf beiden Seiten. Nach Went ist der Turgor etiolirter Zellen mitunter kleiner als der analoger im Licht gewachsener, und es mag sich auf diese Weise der abweichende Befund Wortmann's erklären. Im Markparenchym allein erfolgte die Plasmolyse erst bei 3,2 % Salpeterlösung.

Ob die von mir constatirte Turgorerhöhung auf der Oberseite des horizontal liegenden Stengels allein auf die osmotische Leistung des in grösserer Quantität daselbst befindlichen Zuckers zurückzuführen ist, oder ob gleichzeitig organische Säuren und deren Salze zur Wirkung kommen, muss noch näher untersucht werden und bleibt vorläufig dahingestellt[1]). Bekanntlich ist der isotonische Coefficient der organischen Säuren und ihrer Salze wesentlich höher als der der Zuckerarten, und es würde eine

---

1) Nach neueren Untersuchungen (von Macfarlane, J. M., Contributions on the History of Dionaea muscipula Ellis. — Contribut. of the Bot. Lab. of the Univ. of Pensylvania. 1892. Vol. I. p. 7—44) ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch bei den Reizbewegungen der *Dionaea*-Blätter Stärke- resp. Zuckeranhäufungen eine wichtige Rolle spielen und Zell-Contractionen einleiten.

Digitized by Google

viel geringere Vermehrung dieser Substanzen an der Oberseite den zur Contraction nöthigen Ueberdruck erzeugen. Kraus fand in der That sowohl an Bohnenkeimlingen, welche er 1 Stunde lang horizontal gelegt hatte, schon vor deren Krümmung oben mehr Säure als unten, als auch an niedergelegten krümmungsunfähigen Stengeln. Das höhere specifische Gewicht des filtrirten Saftes aus den Zellen der Oberseite weist ebenfalls darauf hin, dass der Zellsaft in den oben liegenden Zellen mehr osmotische Substanzen enthält, als in den der Unterseite angehörigen. Was ich auf mikrochemischem Wege für kupferreducirende Kohlehydrate nachgewiesen habe, steht im Einklang mit den Resultaten, zu welchen Gr. Kraus in seinen für diese Frage wichtigen Arbeiten über die Wasservertheilung in der Pflanze auf makroskopischem Wege gelangte. Wie bereits erwähnt, zeigte er, dass bei den geotropischen Krümmungsvorgängen der Zellsaft auf der convexen Seite specifisch leichter ist und an Zucker und freier Säure nach und nach ärmer wird und dass diese Vorgänge nachweislich sind, noch bevor eine Krümmung eintritt. Nach dem früher Gesagten ist auf den zweiten Befund ein ganz besonderer Werth zu legen, da nach Beginn der Krümmung eintretende Differenzen eben als secundäre Erscheinungen angesehen werden können.

Kraus fand seiner Zeit sowohl im niedergelegten, krümmungsfähigen Organ vor der Krümmung, als auch im niedergelegten krümmungsunfähigen Stengel eine Zuckeranreicherung an der Oberseite, wie beispielsweise aus folgenden Zahlen hervorgeht:

Etiolirte Bohnenkeimlinge, 1—1,5 dc lang, 8—10 Uhr früh niedergelegt, ungekrümmt:

Oben	0,5190 *Cu O* im Auszug entspricht Zucker	0,2358
Unten	0,5201	0,2404.

Wie man sieht ist hier der Zuckergehalt unten noch etwas grösser als oben, jedoch schon 1/4 Stunde später werden folgende Zahlen gefunden:

I.

Oben	0,4565 *Cu O* im Auszug entspricht Zucker	0,2070
Unten	0,4304	0,1947
	also oben mehr an Zucker	0,0123,

und 3/4 Stunde später:

II.

Oben	0,4620 *Cu O* im Auszug entspricht Zucker	0,2095
Unten	0,4575	0,2074
	also oben mehr an Zucker	0,0021.

In einem anderen Versuche mit gleichem Materiale findet er nach drei Stunden

III.

Oben	0,6780 *Cu O* im Auszug entspricht Zucker	0,3074
Unten	0,6817	0,2864
	also oben mehr an Zucker	0,0210.

Die in diesen Zahlen zum Ausdruck gelangende Differenz im Zuckergehalt der Ober- und Unterseite des noch ungekrümmten krümmungs-

Digitized by Google

fähigen Organs erscheint auf den ersten Blick gering, allein bei näherer Untersuchung ist sie das durchaus nicht, denn sie beträgt bei

I. 6,28 % des ganzen Zuckergehalts der Oberseite,
II. 1,00 % „ „ „ „ „ „
III. 6,83 % „ „ „ „ „ .

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei horizontal gelegten krümmungsunfähigen Stengeln.

Nicotiana Tabacum. Stengel 5 Tage im Dunkeln horizontal gelegen enthielten Zucker: oben 3,7984 %
unten 3,3732 %
also oben mehr 0,4252 %,

das ist 11,1 % des ganzen Zuckergehalts der Oberseite.

Analog sind die Resultate, welche Kraus bei Versuchen mit ausgewachsenen Stengeln von *Canna*, *Sambucus*, *Lonicera tatarica* etc. erhielt, auf welche ich hier nur hinweisen will.

Nach der Wortmann'schen Auffassung kann die geotropische Reizkrümmung nur erfolgen, wenn an der späteren Concavseite die Membranen in höherem Grade verdickt werden als an der Convexseite. Man ist jedoch bei Beginn der Krümmung nicht im Stande, eine Differenz in der Membrandicke an den antagonistischen Seiten zu beobachten. Freilich kann man vermuthen, diese Differenz sei anfangs so gering, dass sie sich der directen Beobachtung entzieht; allein in diesem Falle würde auch eine weitere Beobachtung Wortmann's gegenstandslos sein, nämlich die über eine Wanderung cellulosebildender Stoffe, besonders Stärke nach der jedesmaligen Concavseite.

Da nach Wortmann in den Rindenzellen der Oberseite eines horizontalen Stengels eine verstärkte Membranbildung stattfinden soll, müssen diejenigen Stoffe, welche zur Zellwandbildung verwendet werden, nach diesen Zellen hintransportirt werden; es muss also eine Kohlehydrat-Wanderung stattfinden, und da diese unter transitorischer Stärkebildung vor sich geht, muss eine ungleiche Vertheilung der transitorischen Stärke zu constatiren sein. Wortmann hat mit Jod in frischen geotropischen Krümmungen der Wurzeln von *Phaseolus multiflorus* eine solche Stärkehäufung bemerkt; an Stengeln dagegen tritt nach ihm eine derartige Differenz nicht scharf hervor, sie war von ihm mit Sicherheit überhaupt nur in den Markzellen zu gewahren. Nur an eingeschnittenen und an künstlich in horizontaler Lage längere Zeit erhaltenen Stengeln sollen die Stärkeansammlungen auffallender und sogar ohne Jodreaction sichtbar werden. In dieser Stärkewanderung glaubt Wortmann eine wichtige Stütze für die Ansicht gewonnen zu haben, dass der Transport der Baustoffe in der Pflanze im Allgemeinen nicht auf osmotischem Wege, sondern durch die Bewegung des Plasmakörpers geschieht. Wanderung des Plasmas und Wanderung der Stärke gehen hier Hand

Digitized by Google

in Hand, warum soll man denn nicht, meint W., direct sagen, das Plasma führt die Baustoffe zur Cellulosebildung gleich mit sich? Eine so rapide Bewegung der Baustoffe wäre auf osmotischem Wege gar nicht möglich, wie sie zu Herstellung geotropischer Krümmungen, welche in der kurzen Zeit von einer Stunde oft vollendet sind, nöthig erscheinen.

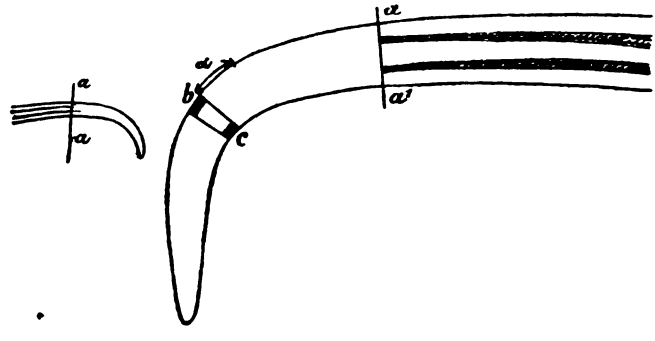
Gegen diese Wortmann'schen Speculationen drängen sich eine ganze Reihe von Einwänden auf. Gesetzt den Fall, man könnte wirklich in geotropisch gekrümmten Organen bisweilen eine ungleiche Stärkevertheilung erkennen, so wäre nichts unwahrscheinlicher, als die Annahme, es wandere der Zucker oder die Stärke von einer Seite zur anderen; Wortmann müsste dann erst nachweisen, dass der absolute Zucker- oder Stärkegehalt an der Unterseite sinkt, wie er oben steigt. Viel näher liegt die Vermuthung, dass in Folge des Reizes die oben gelegenen Zellen mehr Zucker resp. Stärke produciren als die unteren oder aus ihren Nachbarzellen Zucker zu leiten. Da Wortmann ferner für die Plasmawanderung selbst stichhaltige Beweise nicht hat vorlegen können, so ist es noch weniger gerechtfertigt, die Kohlehydrate durch eine solche problematische Plasmabewegung transportiren zu lassen. De Vries, auf den Wortmann sich gelegentlich in dieser Frage beruft, hatte seiner Zeit, als er die Plasmabewegung für den Stofftransport in Anspruch nahm, in der Hauptsache nur die Plasmabewegungen innerhalb der einzelnen Zellen im Auge und nur ganz vorsichtig spricht er die Vermuthung aus, dass auch die Plasmaverbindungen beim Austausch der Nährstoffe eine Bedeutung haben könnten. »Es wäre nicht unmöglich,« lauten de Vries' Worte, »dass der Austausch der Nährstoffe gewöhnlich überhaupt nicht auf dem Wege der Diffusion durch die Zellhaut, sondern nur durch Vermittelung des Protoplasma stattfände« (Bot. Ztg. 1885 Nr. 2 p. 25).

Man muss sich fragen, was denn nach Wortmann mit dem Plasma durch die Plasmaverbindungen hindurch wandern soll? Etwa die Amyloplasten? Doch wohl nur das Material zur Stärkebildung, also der Zucker. Aus Wortmann's Darstellung lässt sich nichts Bestimmtes hierüber ersehen; nun ist aber der Zucker aus den Zellen der Stärkescheide und des Rindenparenchyms auf derselben Seite des Organs leichter und rascher zu beziehen und würde aus ihnen auch auf osmotischem Wege schneller zufliessen als aus den Zellen der entgegengesetzten Seite auf den engen Pfaden der Plasmaverbindungen. Eben weil die Zeit für die in den Zellen sich abspielenden Vorgänge, welche die Reizkrümmungen hervorrufen, eine sehr gemessene ist, werden derartige Stofftransporte von einer Seite des Organs auf die andere von vornherein recht unwahrscheinlich sein. An Stengeln hat Wortmann diese Wanderung nicht, ja nicht einmal die Stärkeanhäufung an der Oberseite gesehen, höchstens einmal in den nach oben gelegenen Markzellen, wo sie zwecklos sein würde und die Wortmann'sche Behauptung keinesfalls zu stützen vermag. Wortmann

Digitized by Google

beobachtete aber in den Wurzeln von *Phaseolus multiflorus* eine Stärkeanreicherung an der Unterseite. Daraufhin habe ich die Wurzeln dieser Pflanze und die grösseren von *Vicia Faba* in zahlreichen Exemplaren genauer untersucht und gefunden, dass auch in diesem Punkte Wortmann das Opfer einer Täuschung geworden ist. Es ist für jeden, der sich mit Wurzelkrümmungen eingehender beschäftigt hat, ohne Weiteres einleuchtend, dass die Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*, mit denen Wortmann über diesen Gegenstand allein experimentirte, ihrer geringen Dicke wegen sich schlecht zu diesem Zweck eignen; ich zog es daher vor, mit den kräftigeren Wurzeln von *Vicia Faba* zu beginnen und dann erst zu schwierigeren Objecten überzugehen.

Im gekrümmten Theil einer Wurzel, welche soeben ihre Krümmung vollendet hat, habe ich niemals Stärkekörner auffinden können. Die stärkeführenden Zellen beginnen erst ein Stück hinter der Krümmung, bei *a a* der untenstehenden Figur, welche genau nach einem Object entworfen wurde. Da in der Krümmungszone keine Stärke vorhanden ist, ist also von einer differenten Vertheilung derselben kurz nach der Vollendung der Krümmung überhaupt nicht zu sprechen. Lässt man nun die gekrümmte Wurzel älter werden, so schreitet, wie man sich leicht überzeugen kann, die Stärkebildung allmählig spitzenwärts weiter fort. Hierbei muss, auch bei ringsum gleichmässigem Zufluss von Material zur Stärkebildung, die von Wortmann nicht verstandene ungleiche Vertheilung der Stärke von selbst eintreten. In beistehender Figur ist eine geotropisch gekrümmte Wurzel von *Vicia Faba* vergrössert dargestellt.



Bis $a\,a'$ ist die Stärke bereits vorgedrungen; sie wird nun beim acropetalen Wandern früher in die Zelle *c* gelangen, als in die dieser gegenüberliegende *b*, denn der Weg $a'\,c$ ist kürzer als der Weg $a\,b$ und zwar um die nicht geringe Strecke α, fast $^1/_8$ des ganzen von a' bis *c* zurückzulegenden Weges. Die Zelle *c* kann also mit der Stärkebildung unter sonst gleichen Verhältnissen etwas früher beginnen als *b* und wird

Digitized by Google

nach Verlauf einer bestimmten Zeit etwas mehr Stärke haben produciren können als *b*. Hierzu kommt nun noch, dass die Zelle *c* bedeutend kürzer ist als *b*, die in ihr befindliche Stärke liegt auf engerem Raume zusammengedrängt als in der Zelle *b*, wodurch die wirkliche Mengendifferenz für das Auge nur noch gesteigert erscheinen muss. Diese nach dem Krümmungsact erfolgende Bereicherung der Zellen der Concavseite an Stärke hat aber jedenfalls nichts mit der primären Steigerung des Zuckergehalts in denselben sofort nach der Horizontallagerung zu thun, welche meine Theorie der Krümmungsmechanik als directen Reizerfolg in Anspruch nimmt. Es sei noch bemerkt, dass, wenn die Stärkewanderung die Wurzelspitze erreicht hat, d. h. wenn die Stärkezufuhr von den Cotyledonen aus so ausgiebig ist, dass überall mehr Kohlehydrat vorhanden ist, als eben gebraucht wird und transitorische Stärke ausgebildet werden kann, dann immer in der Zone stärksten Wachsthums das Wurzelgewebe auffallend arm an Stärke ist, während nach der Wurzelspitze zu die Stärkemenge wieder zunimmt. In dieser Region ist natürlich der Bedarf an gelösten Kohlehydraten grösser als in den übrigen Theilen der Wurzel, denn Turgor und Membranproduction sind hier besonders intensiv, und es kann zu einer augenfälligen Ausscheidung von Stärke nicht kommen. Was ich an den Wurzeln von *Vicia Faba* ermitteln konnte, trat auch an denen von *Phaseolus multiflorus* in die Erscheinung, nur nicht so deutlich wegen der geringen Grösse der Objecte, an welchen es nicht leicht ist, exacte mediane Längsschnitte von grösserer Länge herzustellen.

Die Zusammengehörigkeit der ungleichmässigen Vertheilung der osmotisch wirkenden Substanzen und des Wassers einerseits und der Reizkrümmungsvorgänge andrerseits wird durch den Nachweis in wirksamster Weise dargethan, dass der Verlauf beider Erscheinungen an gleiche äussere Bedingungen geknüpft ist, welchen Nachweis Kraus in Bezug auf das Verhalten geotropisch reizbarer Organe in sauerstofffreier Atmosphäre experimentell erbracht hat.

Kraus zeigte, dass in Wasserstoff und Kohlensäure die Organe in einen Zustand der Starre, Asphyxie, gerathen und geotropische Krümmungen nicht ausführen, zugleich mit diesen aber auch alle obengenannten stofflichen Vorgänge unterbleiben, dass sie, in sauerstoffhaltige Luft zurückgeführt, nach einiger Zeit ihre Reizbarkeit wieder erhalten und geotropische Krümmungen ausführen und die charakteristische quantitative Differenzirung der osmotischen Stoffe und des Wassers sich abspielt.

Vom Ausbleiben der Reizkrümmungen in sauerstofffreier Atmosphäre kann sich Jedermann leicht überzeugen; das Ausbleiben der letzerwähnten Vorgänge wird durch folgende Zahlenangaben Kraus' bewiesen:

Er fand z. B. in entblätterten Trieben von *Sambucus nigra*, welche 5 Stunden lang in Luft horizontal gelegen hatten,

Digitized by Google

oben 0,407 als Cu O bestimmte zuckerartige Substanz,
unten 0,365
Diff. 0,042 oben mehr als unten,

und an solchen, welche ebenso lange in Kohlensäure horizontal gelegen,

oben 0,409
unten 0,401
Diff. 0,008 oben mehr als unten,

oder an starken Trieben derselben Pflanze, welche $1^1/_2$ Stunden horizontal gelegen

in Luft oben 0,586
unten 0,558
Diff. 0,028 oben mehr als unten,

in Kohlensäure oben 0,362
unten 0,370
Diff. 0,008 unten mehr als oben,

ferner an Trieben von *Eupatorium cannabinum* nach $1^1/_2$ stündiger Horizontallage

in Luft oben 0,169
unten 0,157
Diff. 0,012 oben mehr als unten,

in Kohlensäure oben 0,217
unten 0,215
Diff. 0.002 oben mehr als unten.
etc. etc.

Den Inhalt dieses Capitels fasse ich kurz in folgenden Sätzen zusammen:

An dem in Horizontallage gebrachten Stengel hebt sofort nach der Niederlegung Zuckerbildung an.

Nach Verlauf einiger Zeit, aber noch vor Eintritt irgend welcher Krümmung, ist der Gehalt an Zucker und freier Säure an der Oberseite grösser als an der Unterseite. Die Differenz ist am stärksten in den Rindenparenchymzellen. Der Wassergehalt ist im ungekrümmten horizontal liegenden Stengel unten grösser als oben.

Der Turgor ist, da kupferreducirende Substanzen und freie Säuren stark osmotisch wirkende Substanzen sind, voraussichtlich oben grösser als unten. Plasmolytische Versuche zeigen, dass dies an horizontalliegenden, noch ungekrümmten sowie an krümmungsunfähigen Stengeln wirklich der Fall ist.

Diese Turgordifferenz an den antagonistischen Seiten ist also eine durch den Schwerkraftreiz hervorgerufene Erscheinung. Sie wird auch, wie bereits nachgewiesen, durch Lichtreiz erzeugt und es ist anzunehmen, dass sie durch alle Krümmungserscheinungen hervorrufende Reize eingeleitet wird.

Die absolute Vermehrung des Zuckergehalts in geotropisch und heliotropisch gereizten Stengeln schliesst aus, dass die Anreicherung der

Digitized by Google

osmotischen Substanzen an der Oberseite nur durch Zuwanderung solcher von der Unterseite her erfolgt. Da auch in kurzen Stengelstücken diese Anreicherung vor sich geht, ist auch eine seitliche, in der Richtung der Organachse sich vollziehende Zuwanderung osmotischer Stoffe unwahrscheinlich; es liegt vielmehr nahe, eine gesteigerte Neubildung osmotischer Stoffe in den Zellen der späteren Concavseite anzunehmen.

Die Annahme eines grösseren Turgors auf der Convexseite von Seiten de Vries', Wiesner's und Anderer ist demnach eben so unrichtig, wie die eines allseitig gleichen Turgors von Seiten Wortmann's.

Wortmann's Stärkewanderung quer durch das gereizte Organ ist eine Täuschung.

Capitel V.

Verhalten geotropisch gekrümmter Stengel bei der Plasmolyse.

Jede Erklärung des Mechanismus der Reizkrümmungen muss mit den Erscheinungen der Plasmolyse gekrümmter Organe harmoniren und mit Recht hat man gerade die letzteren herangezogen, um sich einen Einblick in die verwickelten Vorgänge zu verschaffen, welche sich beim Krümmungsprocess abspielen. Ich werde weiter unten Gelegenheit haben, auf die merkwürdige Verschiedenheit der Resultate plasmolytischer Versuche seitens verschiedener Forscher (de Vries, Wiesner, Noll etc.) hinzuweisen; darin stimmen letztere jedoch überein, dass frische Reizkrümmungen ein- und vielzelliger Organe, da sie durch Plasmolyse wieder vollkommen rückgängig gemacht werden können, nur auf einer verschiedenen elastischen Turgorausdehnung der antagonistischen Zellmembranen beruhen, dass bei Krümmungen eines gewissen Alters dagegen, da diese in plasmolysirenden Lösungen unverändert bleiben, die elastische Dehnung der Membranen durch Wachsthumsvorgänge irreparabel geworden ist[1]). Daraus

[1]) Die Versuche von de Vries (1880) mit Blüthenschäften von *Plantago lanceolata* und *Papaver Rhoeas* illustriren das Gesagte auf's Deutlichste. Bei 1 Stunde 36 Min. alten Krümmungen der ersten Pflanze wurde der Krümmungsradius von 10 auf 22 vergrössert, resp. von 9 auf 12, bei 24 Stunden alten dagegen blieb er unverändert; ähnlich waren die Verhältnisse beim Versuch mit der zweiten Pflanze.

	Alter der Krümmung	Krümmungsradius vor der Plasmolyse	Krümmungsradius nach der Plasmolyse
Plantago lanceolata.	1 h 36 min	10	22
	1 „ 36 „	9	12
	24 „ — „	3	3
	24 „ — „	3	3

Digitized by Google

folgt ohne Weiteres, dass von plasmolysischen Versuchen derartige alte Krümmungen auszuschliessen sind.

Durchmustert man nun die in der Literatur verstreuten Angaben über die Plasmolyse von Reizkrümmungen, so erweisen sich die meisten schon deshalb als unbrauchbar, weil bei ihnen nur der Endzustand des plasmolysirten Organs, nicht aber der Verlauf der an diesem zu beobachtenden Bewegung vor der endlichen Ruhelage berücksichtigt wurde. De Vries constatirte die Aufrollung der Krümmung erst nach Stunden und betrachtete als das Ergebniss lediglich den Zustand nach Verlauf von etwa 20 Stunden. Nur Wiesner und mehr noch Noll haben continuirliche Beobachtungen gemacht, allein die Resultate Wiesner's können bezüglich der Frage nach der Mechanik deshalb nicht maassgebend sein, weil sie mit zu heterogenem Materiale angestellt sind, denn wenn Wiesner plasmolysirte etiolirte Wickenkeimlinge, etiolirte Weidensprosse, normale Keimlinge von *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* und ältere Stengel anderer Pflanzen vergleichend neben einander stellt, durfte er sich meiner Ansicht nach wohl kaum der Hoffnung hingeben, zu einer einheitlichen Erklärung der complicirten Vorgänge zu gelangen. Dass auch Noll's Experimente hierzu noch nicht ausreichend waren, geht daraus hervor, dass ihm das interessante Ergebniss, zu welchem meine Versuche führten, noch verborgen blieb, dass nämlich jede Krümmung je nach ihrem Alter mit dem Eintritt der Plasmolyse einen + oder — Ausschlag giebt, einen +, wenn sie jung, einen —, wenn sie alt ist. Noll beobachtete zwar richtig die bei der Plasmolyse eintretende Verstärkung der Krümmung und es blieb ihm auch nicht verborgen, dass sich eine Menge von Unregelmässigkeiten in der Bewegung der plasmolysirten Organe einstellen, welche er freilich auf störende Einflüsse zurückführen zu müssen glaubte, welche um so seltener auftreten, je besser das Untersuchungsmaterial behandelt werde. Ich werde zeigen, dass der Grund für das verschiedenartige Verhalten bei der Plasmolyse keineswegs in »störenden Einflüssen« seinen Grund hat. Es ist eine beliebte Ausflucht mancher Physiologen, den unerwarteten Ausfall eines Versuches mit der höchst willkürlichen Behauptung zu beseitigen, das Untersuchungsmaterial sei nicht gut behandelt gewesen (Noll, f. c. p. 523). Hier kann von einer guten oder schlechten Behandlung des Materials gar keine Rede

	Alter der Krümmung	Krümmungsradius vor der Plasmolyse	Krümmungsradius nach der Plasmolyse.
Papaver Rhoeas.	1 h 36 min	4	7
	1 „ 36 „	4	12
	3 „ 25 „	4	8
	24 „ — „	1	1

Weiteren Aufschluss, als über das allmälige Fixirtwerden der Reizkrümmungen, können die vorstehenden Versuche nicht geben, da sie keine continuirlichen Beobachtungen sind.

Digitized by Google

sein; wenn ein Stengel oder eine Wurzel eine normale Reizkrümmung ausgeführt hat, so ist er resp. sie eben für jedes weitere Experiment der hier interessirenden Frage als brauchbar legitimirt; das Einlegen in die plasmolysirende Flüssigkeit und die damit verknüpften Manipulationen sind wirklich nicht so schwierig, dass man dabei das Untersuchungsmaterial besonders schlecht behandeln könnte. Was Noll für Unregelmässigkeiten gehalten hat und dafür halten musste, sind keine, sondern sind regelrechte Erscheinungen, in deren Mannigfaltigkeit man freilich erst dann eine Gesetzmässigkeit entdecken kann, wenn man eine genügend grosse Zahl überblickt; erst dann kann aus dem scheinbaren Wirrwarr eine »Regel« hervorleuchten, denn die Bewegungen der plasmolysirten Reizkrümmungen richten sich, wie ich zeigen werde, nach deren jeweiligem Alter.

Weil man, wie bereits betont, bisher meist nur das Endergebniss der Plasmolyse ins Auge fasste, fand man, dass die Aufhebung des Turgors die Krümmung schwächer, nicht stärker werden lässt. Wiesner und Noll bemerkten zuerst die primäre Verstärkung der Krümmung, die bei der Plasmolyse mit grosser Präcision und oft stattlicher Amplitude erfolgt, ersterer nur bei einer Anzahl von Keimstengeln, für die er eine besondere Erklärung unter Heranziehung der Gewebespannung geben zu müssen glaubte, letzterer dagegen bei einer grösseren Zahl ein- und vielzelliger geotropisch gekrümmter Organe. Noll findet gerade darin sowohl einen directen Beweis gegen die Annahme einer rein mechanischen Verdickung als primäres mechanisches Moment (Wortmann) als einen Beweis für die primäre Veränderung in der elastischen Spannung.

Diese Behauptung richtet sich gegen Wortmann, nach dem die Reizkrümmung dadurch zu Stande kommt, dass die dickeren Membranen der Concavseite durch den Turgor weniger ansgedehnt werden als die dünneren aber gleich elastischen der Convexseite. Wäre dies richtig, so müssten sich nach Aufhebung des überall mit gleicher Kraft dehnenden Turgors die dünneren und dickeren Membranen auch mit gleicher Kraft wieder zusammenziehen, die dünneren natürlich mehr als die dicken; die Veranlassung zur Verstärkung der Krümmung bei der Plasmolyse fiele weg, es müsste sogleich nach Beginn der letzteren die Krümmung abnehmen, was nach meinen Versuchen, deren Resultate ich zum Theil tabellarisch auf Tafel VI wiedergegeben habe, durchaus nicht der Fall ist. Wortmann muss seine plasmolytischen Versuche äusserst flüchtig gemacht haben, aber auch dann ist es mir unerklärlich, wie er hat zu solchen Behauptungen gelangen können, wie er auf p. 17 des Sep.-Abdr. seiner Abhandlung »Zur Kenntniss der Reizbewegungen« (1887. Bot. Ztg. Nr. 48—51) ausgesprochen hat: »So lange — nahezu vollständig aus«. Gerade das strikte Gegentheil von Allem fand ich und finde ich immer wieder. Krümmungen in den ersten Stadien verstärken

Digitized by Google

sich sofort in Salzlösungen (vide die Tabellen von *Vicia Faba*, *Pisum sativum*, *Sinapis alba* etc.). Aeltere Krümmungen dagegen beginnen mit Minusbewegung ihre plasmolytische Reaction und nicht, wie Wortmann behauptet, mit Plusbewegung. Mit der Ungültigkeit der Wortmann'schen Beobachtungen werden naturgemäss auch dessen Erklärungsversuche für dieselben hinfällig. Noll hat dies richtig erkannt, führt deshalb als neuen Factor in die Krümmungsmechanik die Herabsetzung der Elasticität der Membranen auf der Convexseite ein. Nicht weil die Membranen der Concavseite mehr verdickt werden, als die der Convexseite, werden die Zellen der letzteren durch den überall gleich grossen Turgor mehr gedehnt als die Zellen der Concavseite und wird die Krümmung in Scene gesetzt, sondern weil der Turgor die in Folge des Reizes dehnbarer werdenden Membranen der Convexseite in stärkerem Maasse verlängert. Es war Noll's Aufgabe, diese erhöhte Dehnbarkeit der Convexmembranen experimentell zu beweisen und er glaubt dies durch seine Beugungsversuche gethan und durch seine plasmolytischen Versuche eine Bestätigung seiner Annahme gefunden zu haben. Der Widerlegung der Beugungsversuche Noll's habe ich, da es mir wichtig genug erschien, einen besonderen Abschnitt gewidmet (p. 73), auf die plasmolytischen Versuche desselben Forschers muss ich hier etwas näher eingehen. Noll hat, wie bereits erwähnt, die Plusbewegung an zahlreichen Objecten beobachtet, nur war er in dem Irrthum befangen, sie allein wäre gesetzmässig, jede Minusbewegung sei Folge störender Einflüsse. Diesen Irrthum Noll's widerlege ich am besten, indem ich auf die Tabellen der Tafel VI hinweise.

Die plasmolytischen Versuche mit *Sinapis*-Keimstengeln lassen deutlich folgende Regel erkennen:

I. Junge Krümmungen geben sofort eine starke Plusbewegung, die später in eine mit dem Alter abnehmende Minusbewegung übergeht. Auch die Plusbewegung wird mit dem Alter der Krümmung geringer.

II. Ueber 24 Stunden alte Krümmungen, sehr selten etwas jüngere, beginnen nach dem Einbringen in die plasmolysirende Lösung sofort mit einer ausgiebigen Minusbewegung, welche nicht in eine rückgängige Plusbewegung übergeht.

III. 72 Stunden alte Krümmuugen zeigen nur noch minimale Bewegungen (erst schwache Plus-, dann schwache Minusbewegung).

Mit *Pisum sativum* habe ich mehr als ein halbes Hundert gekrümmter Stengel verschiedensten Alters plasmolysirt. In Tabelle 1, Tafel VI sind 33 dieser Versuche unter einander gestellt. Die zwischen dem Horizontallegen des Stengels und dem Beginn der Plasmolyse verstrichene Zeit ist vorn notirt. Krümmungen, welche jünger sind als 1 Stunde 45 Min. beginnen allesammt mit Plusbewegung, welche, mit dem Alter kleiner werdend,

Digitized by Google

in Minusbewegung umschlägt. Krümmungen, älter als 1 Stunde 45 Min., zeigen sofort nach dem Einlegen in die Salzlösung Minusbewegung, welche nur in 4 unter 24 Fällen in eine schwache Plusbewegung übergeht. Interessant ist, dass die *Vicia Faba*-Stengel ähnlich wie *Sinapis*-Keimstengel ziemlich lange mit Plusbewegung beginnen; selbst 11 Stunden alte Krümmungen geben zunächst noch einen Plusausschlag.

Das Gesammtresultat meiner Versuche an vielzelligen Organen und der Noll'schen an einzelligen ist, dass frische Krümmungen bei der Plasmolyse immer zuerst mit Plusbewegung reagiren.

Es wird sich zunächst nun darum handeln müssen, für diese Erscheinung eine Erklärung zu geben. Wortmann's Annahme einer blossen Verdickung der Concavmembranen als primäres mechanisches Moment beim Zustandekommen der Reizkrümmungen ist unzutreffend, denn darnach müsste die Plasmolyse-Reaction stets mit negativer Bewegung beginnen, was nicht der Fall ist. Die Erklärung, welche Wortmann für die Plusbewegung älterer Krümmungen im Anschluss an Wiesner giebt, ist so unhaltbar, dass ich sie gar nicht für discutabel halte, abgesehen davon, dass diese Plusbewegung eben gerade bei jungen Krümmungen Regel ist, für welche die von Wortmann für ältere Krümmungen vorausgesetzten Spannungsverhältnisse sicher keine Geltung haben, wie ich unten darlegen werde[1]).

Wie stellt sich nun Noll die Genesis der Plusbewegung vor? Nach ihm contrahiren sich die stärker elastisch gedehnten Concavmembranen nach der Turgoraufhebung mehr als die weniger elastisch und mehr ductil gedehnten Convexmembranen und eine Pluskrümmung muss die Folge sein. Ist die Contraction der Concavseite von statten gegangen, so wird die der Convexseite noch nicht beendet sein, und es muss die primäre Plusbewegung beim weiteren Verlauf der Plasmolyse in eine secundäre Minusbewegung umsetzen. Sind die Krümmungen, mit welchen man experimentirt, älter, so haben die Membranen der Concavseite ihre Elasticität durch Verdickung vermindert, während die Membranen der entgegengesetzten Seite sie in geringerem Maasse eingebüsst haben, bei der Plasmolyse muss sofort eine Minusbewegung erfolgen.

Diese Noll'sche, von mir ergänzte Vorstellungsweise würde annehmbar sein für die Turgorverhältnisse, welche Noll als vorhanden voraussetzt. Allein diese sind in Wirklichkeit anders, wie ich in dem Abschnitt über den »Turgor« ausführlich dargelegt habe. Es wirft sich nun die

[1]) Durch nach und nach zunehmende Verdickung der Membranen auf der Concavseite wird die Sache nicht anders. Da nach Wortmann überall der Turgor derselbe ist, wird die dickere Membran sich durch den Turgor immer weniger dehnen, sich aber auch nach Aufhebung des Turgors weniger zusammenziehen, der Ausschlag bleibt nach Wortmann's Auffassung immer negativ.

Digitized by Google

Frage auf, wie unter den in Wirklichkeit vorliegenden Turgorverhältnissen $t_{cv} > t_{cx}$ (d. h. Turgor auf Concavseite grösser als auf Convexseite) die Plasmolyse-Bewegungen der Reizkrümmungen aufzufassen resp. zu erklären sind.

Unter der Voraussetzung $t_{cv} > t_{cx}$ sind die Concavzellen durch starken Turgor deformirt und kräftig elastisch gespannt, die Convexzellen sind nur elastisch gespannt, aber zum kleinsten Theil durch einen schwachen Turgor, der ja im Verlauf des Krümmungsprocesses selbst noch mehr und mehr abnimmt, zum grössten Theil durch die Zugwirkung von Seiten der sich contrahirenden Concavzellen. Es ist einleuchtend, dass so beschaffene frisch gekrümmte Organe, bei welchen die Membranen der antagonistischen Seiten noch nahezu gleiche Dicke besitzen, vorerst eine Plusbewegung beim Einlegen in Salzlösung zeigen müssen. Denn wenn ich an der Concavseite eine durch starken Turgor hervorgerufene Membranspannung, auf der Convexseite aber eine durch schwächeren Turgor veranlasste aufhebe, so wird sich die Concavseite schneller und energischer contrahiren als die Convexseite.

Man wird mir vielleicht den Vorwurf machen, dass eine durch Turgorwirkung verkürzte Zelle durch Aufhebung des Turgors sich verlängern müsse und damit also eine Negativbewegung des gekrümmten Stengels veranlasst werde. Allein die Sache verhält sich bei genauerer Prüfung und Analyse der Vorgänge doch anders. In der Zeit, während welcher die Krümmung vollzogen wird, verlängern sich die Zellen der Ober- und Unterseite in Folge von Turgorwirkung um einen gewissen gleichen Betrag, sagen wir in 30 Min. etwa um 10% (wie es für die Zone des Maximalwachsthums der *Vicia Faba*-Wurzel gemessen wurde). Jede weitere Turgorsteigerung auf der Oberseite inducirt Tonnendeformation und Verkürzung der Zellen. Hierdurch werden die Convexzellen nochmals, diesmal aber passiv durch von aussen wirkenden Zug, verlängert. Dehnt man eine Zelle von bestimmtem Turgor, so sinkt der letztere, die Zelle wird sich, wenn die dehnende Kraft nachlässt, contrahiren. In dieser Verfassung sind die Convexzellen, allein sie kommen nicht zur Contraction, auch nicht während der Plasmolyse, da die Concavzellen in Folge der Turgorverminderung sich zur ursprünglichen Länge zusammenziehen, welche geringer ist als die nach der Tonnendeformation angenommene. Der Longitudinalzug auf der Convexseite hört also auch während der Plasmolyse nicht auf, eine Verkürzung der daselbst liegenden Zellen kann nicht erfolgen, die Krümmung verstärkt sich, der Ausschlag ist ein positiver.

Sind die Krümmungen, mit welchen man experimentirt, älter, so befinden sie sich in Stengelregionen, in denen das Membrandickenwachsthum dem Abschluss entgegengeht; es ist dann die Differenz in der Membrandicke der Zellen an den antagonistischen Seiten bereits vergrössert

Digitized by Google

und macht sich bei der Plasmolyse in der Weise geltend, dass die Salzlösung früher auf die dünnwandigen Convexzellen wirkt und sie zur Verkürzung bringt, als auf die dickwandigen Concavzellen, die durch ihre später beginnende und schwächere Contraction in Folge der Plasmolyse die Minusbewegung erst später oder überhaupt nicht umzukehren vermögen. Es darf selbstverständlich nicht aus einem fortgesetzten negativen Verlauf der Bewegung auf eine vollständige Inactivität der Concavzellen geschlossen werden, denn solange die Contraction der Concavzellen schwächer ist als die der Convexzellen, kann sie die Minusbewegung nur verlangsamen, ist sie gleich der Contraction der Convexzellen, so wird die Bewegung des Stengels gleich 0, dieser verkürzt sich nur in der Richtung der Achse. Die plasmolytische Contraction der Concavzellen älterer Krümmungen wird deshalb schwächer und schwächer werden, weil die Elasticität der Membranen durch Dickenwachsthum mehr und mehr herabgesetzt wird.

Capitel VI.

Noll's Beugungsversuche.

Beim Wachsthum eines in Reizkrümmung begriffenen Organs sollen nach Wortmann zwei von den drei das Zellenwachsthum beeinflussenden Variabeln unverändert bleiben: die Aufnahme von Wasser und die Production von Turgorsubstanzen. Die dritte Variable, die Production von Membran bleibt in ihrer Grösse zwar unverändert, verändert wird nur die Quantität der an die Ober- und Unterseite angelagerten Membranelemente, so zwar, dass die eine Seite um so viel mehr bekommt, als die andere weniger (Wortmann, Bot. Ztg. 1889 Nr. 29 p. 469). Aus dieser einfachen correlativen Verschiebung soll nach Wortmann der ganze Mechanismus der Krümmung resultiren. Schade nur, dass, wie ich nachgewiesen habe, der Turgor auf den antagonistischen Seiten nicht gleich bleibt, die zweite Variable also sich verändert und dass von der ungleichen Membranproduction während des Krümmungsvorganges selbst Nichts zu entdecken ist. Die durch ungleiche Membranausbildung eintretenden Veränderungen der Membran, das giebt Wortmann zu, können nur in den seltensten Fällen sichtbar werden (!), weshalb man seine Zuflucht zur Constatirung der Dehnbarkeitsänderungen der Membranen auf der convexen und concaven Seite nehmen muss. Derartige Dehnbarkeitsänderungen beim Krümmungsvorgang hat Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. II. Theil p. 2 ff.) zuerst angenommen und aus verschiedenen Contractionserscheinungen bei der Plasmolyse sich krümmender und gekrümmter Organe folgern zu müssen geglaubt. Wie die Wiesner'schen Befunde durch Veränderungen in

Digitized by Google

der Membranausbildung zu erklären seien, suchte Wortmann in seiner Abhandlung über die Reizbewegungen (Bot. Ztg. 1887. Nr. 51. p. 836, 37) darzulegen. Ausserdem folgert er die Dehnbarkeitsänderung aus der rapiden Krümmung geotropisch gereizter, aber vor Beginn der Krümmung in ausgekochtes Wasser gebrachter Sprosse (l. c. p. 470, 71). Diese Beobachtungen beweisen jedoch, wie Wortmann ganz richtig betont, zunächst nur eine Veränderung der relativen Dehnbarkeit der Membranen auf der Convex- und Concavseite. Die Wortmann'sche Vorstellung vom Krümmungsvorgang fordert jedoch, dass die Membranen auf der Convexseite absolut dehnbarer werden als sie es bei normalem geradlinigen Wachsthum des Organs waren und dass auf der Concavseite das Umgekehrte stattfindet. Als Beweis für diese absolute Veränderung betrachtet nun Wortmann die Noll'schen Beugungsversuche, aus denen sich zahlengemäss mehr zu ergeben scheint, als Noll selbst ausspricht. Unter dem geburtshelferischen Beistand Wortmann's kommen folgende Resultate zu Tage:

Die Membranen der Convexseite sind dehnbarer als die der Concavseite.

Die Membranen der Convexseite sind dehnbarer als sie vor der Reizung des Organs waren.

Die Membranen der Concavseite verhalten sich umgekehrt.

Da Wortmann diese Noll'schen Beugungsversuche als »schlagend beweisend« für seine Anschauungen hinstellt, hätte man vielleicht erwarten dürfen, dass er dieselben genauer durchdacht und wiederholt haben würde. Allein es ist ihm nicht einmal der grobe Fehler aufgefallen, der den Noll'schen Beugungsversuchen anhaftet und dieselben, wie sich bei Wiederholung derselben herausstellte, gänzlich unbrauchbar macht.

Noll beugte bekanntlich zunächst den intacten Spross, legte denselben dann horizontal bis zum Beginn der geotropischen Aufwärtskrümmung und beugte wieder. Hierbei constatirte er die oben angeführten Erscheinungen. Stellt man aber einen bis zum »Beginn der geotropischen Aufwärtskrümmung« gereizten Spross vertical, um zu beugen, so spielt sich, das musste man sich ohne Weiteres sagen, zunächst mehr oder weniger langsam die »Nachwirkung« ab. Es ist nun klar, dass diese den Ausschlag der Convexseite (bei Biegung nach der Concavseite hin) vergrössern muss und es war mir ein Leichtes, zu ermitteln, dass die Nachwirkung in den weitaus meisten Fällen so gross ist, dass auf ihre Rechnung allein das ganze Plus des Convex-Ausschlages zu setzen ist. Führt man die Beugungsversuche in der Noll'schen Weise aus, so erhält man Resultate wie die seinigen, dieselben sind jedoch naturgemäss falsch. Es ist durchaus nöthig, nach der Horizontallagerung des Sprosses erst die Nachwirkung sich abspielen zu lassen und dann — sind die Ausschläge beiderseits nahezu

Digitized by Google

gleich! und wenn sie sich verändern, dann haben sie sich nicht vergrössert, sondern im Gegentheil verkleinert!

Ich führe von meinen zahlreichen Beugungsversuchen folgende an:

Scorzonera hispanica L. Belastung 2 grm.

Ausschlag vor dem Umlegen

v = 22. 24. 21. 18. 20. 18. 19. i. M. = 20,2
x = 22. 22. 18. 20. 21. 21. 23. i. M. = 21,0.

Ausschlag nach dem Umlegen

v = 22. 22. 18,5. 20. 19. 20. 18. 19. 20. i. M. = **19,8**
x = **(34.)** 18. 16. 16. 15. 16. 16. 16. 15. 14. 15. i. M. = **15.7**;

umgelegt wurde der Spross von 3 Uhr 40 bis 5 Uhr 10 = 1 Stunde 30 M.; er war am Schluss des Versuches gekrümmt um ca. 45°. Wie man sieht, ist der erste Ausschlag der Convexseite ca. doppelt so gross, als alle darauffolgenden; er darf naturgemäss nicht mit in Rechnung gebracht werden.

Phaseolus multiflorus L. 2 grm Belastung.

Ausschlag vor dem Umlegen

v = 21. 22. 21. 21. 21. 21. 22. i. M. = **21,2**
x = 21. 22. 26. 21. 22. 21. 21. i. M. = **22,1.**

Ausschlag nach dem Umlegen

v = 18. 11. 12. 12. 12. i. M. = **13,0**
x = 20. 17. 19. 22. 21. 21. 22. i. M. **20,2.**

Der Spross wurde umgelegt von 9 Uhr 10 M. bis 11 Uhr = 1 Stunde 50 M.; hier liess ich die Nachwirkung vor der Beugung erst von Statten gehen; es ist deshalb der erste Convexausschlag ungefähr gleich den späteren; es ist wie oben der mittlere Convex- und Concavausschlag nach dem Umlegen nicht grösser als vor dem Umlegen, wohl aber kleiner. Der Spross war nach Beendigung des Versuchs um fast 90° gekrümmt.

Aehnlich sind die Resultate zahlreicher weiterer Beugungsversuche. Alle lassen erkennen, dass der Ausschlag beider Seiten nach dem Umlegen kleiner geworden ist. Dies erkläre ich mir dadurch, dass die Convexzellenmembranen bei der Krümmung bereits gedehnt wurden, folglich bei der weiteren Dehnung einen grösseren Widerstand entgegensetzen; dass die Concavzellenmembranen aber durch ihren grösseren Turgor ausgebaucht werden und selbst etwas, wenn auch vielleicht nur wenig, verdickt worden sind.

Im Capitel über »Nachwirkungen« habe ich dargelegt, wann dieselben bei verschiedenen Pflanzen eintreten, d. h. wie lange man einen Spross geotropisch reizen kann, ohne dass die Nachwirkung bei darauffolgender Verticalstellung oder bei Befestigung am Klinostaten eintritt. Es empfiehlt sich daher, bei den Beugungsversuchen über die entsprechende Zeitdauer,

Digitized by Google

die für jede Pflanze natürlich eine andere ist, nicht hinauszugehen. Thut man dies, so erhält man die *V*- und *X*-Ausschläge von durchschnittlich gleicher Grösse, ein Beweis, dass eben die eintretenden Krümmungen selbst die Noll'schen Versuchsresultate fälschten.

Capitel VII.

Kritik und Widerlegung des Wortmann'schen Flankenschnitt-Versuches.

Der in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft (1887 p. 459 und ff.) mitgetheilte Versuch Wortmann's, den ich hier kurz als Flankenschnitt-Versuch bezeichnen will, soll nach seinem Autor ein Beweis für die durch den Schwerkraftreiz inducirte Plasmawanderung sein. Es wird sich nun fragen, ob er das wirklich ist, ob die Thatsache, dass der beiderseits eingeschnittene horizontal gelegte Keimstengel von *Phaseolus multiflorus* gegen Schwerkraft weniger empfindlich ist, d. h. eine flachere Krümmung aufweist, wirklich beweist, dass die Plasmawanderung von der Convex- nach der Concavseite überhaupt vorhanden und an der Versuchspflanze unterbrochen ist? Es ist nicht schwer, theoretisch und experimentell darzulegen, dass dies durchaus nicht der Fall ist. Wie ich an an anderer Stelle erörtert habe, befindet sich Wortmann im Irrthum, wenn er annimmt, der Turgor der antagonistischen Zellen sei gleich. Doch auch wenn dies der Fall wäre, würde die tiefgreifende Verwundung des Versuchsstengels, durch welche naturgemäss eine starke Wasserabgabe durch die Wundflächen hervorgerufen wird, auf den Turgor der Zellen und den Krümmungsvorgang insofern einen wesentlichen Einfluss ausüben, als die untere Hälfte, Wasser verlierend, die Kraft, die Krümmung zu bewerkstelligen, nicht mehr wird entwickeln können. Der Wasserverlust der oberen Hälfte würde hierbei keine Rolle spielen. Nun ist aber der Zellturgor an der Oberseite grösser als an der Unterseite. Das Einschneiden tiefer Längskerben wird dann einen anderen Einfluss ausüben müssen. Infolge lebhafter Wasserabgabe aus den Schnittwunden wird der Turgor der Zellen auf der Convexseite rasch beträchtlich sinken, ohne dass dies den Krümmungsvorgang beeinträchtigen könnte. Es wird jedoch auch mit der Zeit der Concavseite genug Wasser entzogen werden, dass die daselbst gelegenen Zellen ihren Turgor bedeutend verkleinern, so dass sie die von mir angenommene Contraction nicht mehr erfahren können und es würde auch nach meiner Auffassung des Krümmungsprozesses durch die Einschnitte der mechanische Factor vermindert, wenn nicht vernichtet werden, die Krümmung müsste somit schwächer auftreten, eventualiter ganz ausbleiben.

Digitized by Google

Auch wenn eine Plasmawanderung nicht stattfindet, muss der Flankenschnittversuch so ausfallen, wie er es in den meisten Fällen thut. Mag man die Action in die Convexseite verlegen, wie Wortmann und Noll, oder in die die Concavseite, wie ich, immer werden die Einschnitte den Zellturgor so verändern können, dass die Krümmung geschwächt oder unmöglich wird. Der Flankenschnittversuch beweist, sofern man nur die äussere Erscheinung der Krümmung in's Auge fasst, also weder die Existenz einer Plasmawanderung, noch kann er Aufschluss darüber geben, ob die **Convex-** oder die **Concavseite activ** bei dem Krümmungsvorgang auftritt.

Sowohl nach meiner Auffassung als auch nach der Wortmann's muss der hemmende Erfolg der Einkerbung herabgesetzt oder beseitigt werden, wenn man die Wasserverdunstung aus den Schnittwunden vermindert oder auf ein Minimum reducirt. Ich stellte in dieser Richtung eine Reihe von Versuchen an, welche ich hier in Kürze mittheilen will.

Versuch. Ein beiderseits eingeschnittener Keimstengel von *Pisum sativum* wurde in dampfgesättigter Atmosphäre im Dunkeln horizontal gelegt. Ein ganz ebenso behandelter gleichaltriger Keimstengel wurde in Luft gewöhnlichen Feuchtigkeitgehaltes horizontal gelegt. Bereits nach vier Stunden begann der erste Stengel sich zu krümmen, die Krümmung schritt nach den Keimblättern zu fort. Der zweite Stengel dagegen brachte es überhaupt nur zu einer ganz schwachen Krümmung.

Versuch. Ein an den Flanken geritzter Stengel von *Pisum sativum* wurde im Dunkeln unter Wasser horizontal gestellt. Der Stengel führte in etwas längerer Zeit als der normale eine nicht erheblich schwächere Krümmung aus. Die Krümmung ist flacher als am normalen Stengel, aber deutlich und die Senkrechtstellung der jüngsten Internodien nahezu erreicht.

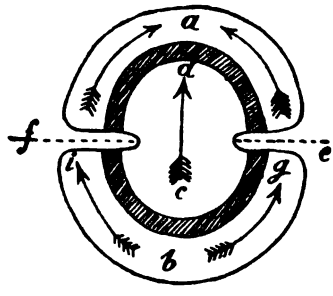
Versuch. Drei Keimstengel von *Pisum* wurden beiderseits geritzt, mit feuchtem Fliesspapier umwickelt und dauernd nass gehalten. Alle drei Stengel zeigten nahezu normale Aufwärtskrümmung.

Die eben beschriebenen Versuche dürften soviel aussagen, dass bei Vermeidung von Turgorveränderungen infolge von Verletzung der Krümmungsvorgang in nahezu normaler Weise sich abspielt, freilich nicht mit ganz normaler Intensität. Niemand wird nun aber wohl verlangen, dass ein beiderseits tief eingeschnittener Stengel sich genau wie ein normaler benimmt. Auch wenn es sich nicht um eine Plasmawanderung sondern nur um eine Fortpflanzung des Reizes handelte, würden die tiefen Einschnitte die Wege für die Reizausbreitung in hohem Maasse reduciren, sodass auch aus diesem Grunde die Krümmung etwas verlangsamt und herabgedrückt werden würde.

Wortmann beobachtete an den mit Flankenschnitten versehenen Stengeln aber auch charakteristische, anatomische Veränderungen, welche

Digitized by Google

er folgendermaassen beschreibt: »Auf der Unterseite des Stengels, in der Region *b* (siehe untenstehende Figur) sind die Rindenzellen sehr grosslumig und dabei dickwandig und relativ arm an Protoplasma; in dem Maasse, als man von *b* aus in der Richtung der beiden aufsteigenden Pfeile auf die Flanken des Stengels übergeht, werden die Zellen englumiger, dabei aber dickwandiger; an den Punkten *g* und *i*, etwa unterhalb der Schnittflächen *e* und *f* trifft man die Rindenzellen mit starker collenchymatischer Membranverdickung an, das Lumen ist dabei sehr klein, die Zellen sind dick mit Plasma erfüllt, jedoch sind die unmittelbar an die Schnittflächen grenzenden Zellen wieder grosslumiger und dünnwandiger als die letzteren. Betrachtet man die Rindenzellen oberhalb der beiden Schnittflächen *e* und *f*, also die Oberseite des Stengels, so findet man, von den Schnittflächen anfangend, eine



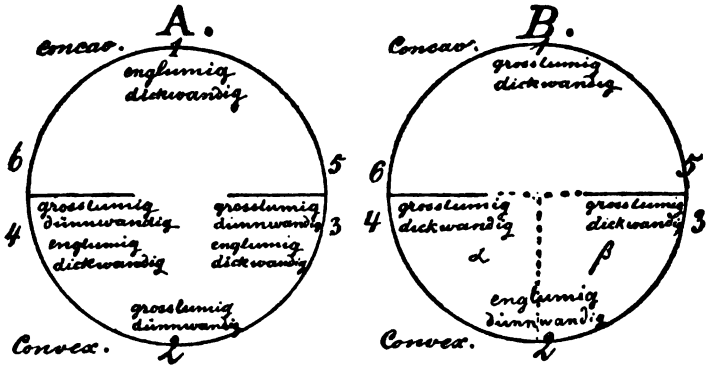
allmälige Abnahme des Lumens und damit Schritt haltend eine Zunahme der Membrandicke und des Plasmagehaltes; am Punkt *a* findet man Zellen wie auf der Unterseite bei *g* und *i*. Im Marke sind die auf der Oberseite des Stengels gelegenen, an den Gefässbündelring grenzenden Zellen plasmareicher als die Zellen der Unterseite, in Bezug auf die Weite des Lumens und Dicke der Membran ist keine bemerkbare Veränderung eingetreten. Durch die horizontalen Einschnitte bei *e* und *f* ist demnach die anatomische Structur des Stengels in Bezug auf die normale Veränderung bei dauernder horizontaler Lage nicht unwesentlich geändert worden. Während im letzteren, normalen Falle, die Membranverdickungen nur in den Zellen der Oberseite, am Punkte *a*, eintreten und von hier aus über die Flanken fortschreitend bis zum Punkte *b* auf der Unterseite eine continuirliche Abnahme der Zellwanddicke und damit eine ebensolche Zunahme des Lumens stattfindet, kommt es durch Herstellung der Schnittflächen *e* und *f* ausser zu Membranverdickungen auf der Oberseite, bei *a*, noch zu solchen auf den Flanken des Stengels bei *g* und *i*«. Soweit Wortmann's eigene Worte.

Diese anatomischen Veränderungen sollen nach Wortmann unter Zugrundelegung der Annahme, dass die geotropische Krümmung auf

Digitized by Google

Mehrproduction von osmotisch wirksamen Substanzen in den Zellen der Unterseite beruhe, absolut unverständlich bleiben, sich jedoch ohne Weiteres verstehen, wenn die Krümmungsursache in einer näher beschriebenen Plasmawanderung und dadurch hervorgerufenen differenten Ausbildung der Zellen besteht.

Sind nun Wortmann's anatomische Befunde richtig? Auf Grund meiner Untersuchungen muss ich diese Frage verneinen. Es findet darnach weder bei *a* noch *g* und *i* eine Plasmaansammlung statt. Von einer Plasmawanderung kann auch nach dem anatomischen Thatbestande keine Rede sein. Wie steht es nun mit der differenten Ausbildung der Zellen? Auch hier finde ich mich nicht in Uebereinstimmung mit Wortmann. In nebenstehenden Figuren sind die Abweichungen unserer Beobachtungen schematisch veranschaulicht.



In *A* sind die Befunde Wortmann's registrirt, in *B* die meinigen. An der Concavseite finden wir Beide die Zellen dickwandig, Wortmann mit engem, ich dagegen mit weitem Lumen, an der Convexseite dünnwandig, Wortmann mit weitem, ich mit engem Lumen. Die Richtigkeit meiner Angaben habe ich durch Messungen erhärtet, Wortmann hat sich dies gespart. Von besonderem Interesse sind die anatomischen Verhältnisse der unten an die Flankenschnitte angrenzenden Gewebepartie. Wortmann fand die Zellen direct unter dem Schnitt grosslumig und dünnwandig, etwas weiter nach unten aber englumig und dickwandig, ich dagegen die Zellen direct unter dem Einschnitte grosslumig und dickwandig. Nach meinen mikroskopischen Beobachtungen herrscht Uebereinstimmung in der Beschaffenheit der Zellen zwischen den Gewebepartien 2, 5 und 6 einerseits und 1, 3 und 4 andrerseits; es verhalten sich im Schema *B* die beiden Quadranten *α* und *β* so wie der ganze Querschnitt. Wie dieser in 1 sozusagen eine Spitze, in 2 eine Basis hat, so ist durch die seitlichen Einschnitte gleichsam die untere Stengelhälfte

Digitized by Google

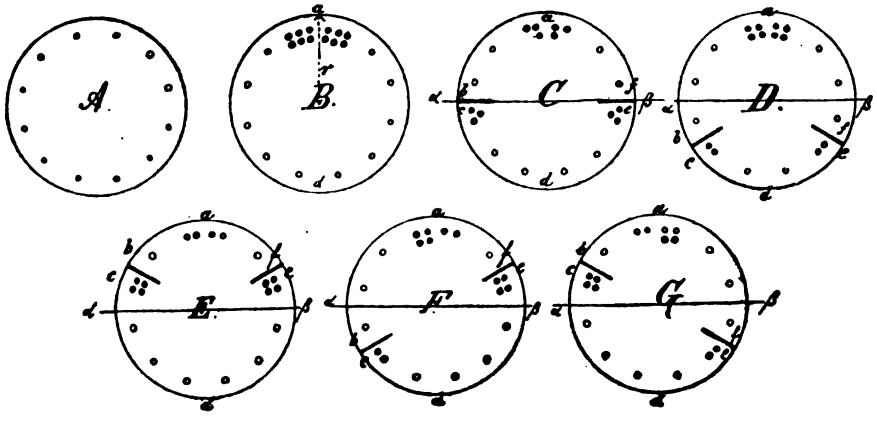
in zwei Quadranten mit Basis 2 und Spitze 4 resp. Basis 2 und Spitze 3 entstanden. Am intacten Stengel bewirkt der Reiz eine Häufung osmotisch wirksamer Substanzen an der Spitze 1 des Querschnittes *B*, nach der Application der seitlichen Einschnitte vermehren sich diese Stoffe ausser bei 1 auch noch bei 3 und 4, also in denjenigen Regionen des Stengelquerschnittes, welche die Rolle der Spitze in den Quadranten α und β spielen. Es werden sich demnach die Zellen der Stengelpartien 3 und 4 auch mechanisch ebenso verhalten, wie die von 1, d. h. sich contrahiren, die Zellen der Regionen 6 und 5 wie die von 2, d. h. durch jene Contraction passiv gedehnt werden. Aus diesen Verhältnissen ergiebt sich nun nicht nur der Erfolg des ursprünglichen Flankenschnitt-Versuches, sondern auch der einer ganzen Reihe weiterer Versuche, bei welchen in der Lage der Einschnitte in zielbewusster Weise variirt wurde.

Ehe ich zur Discussion dieser Experimente übergehe, muss ich einige Bemerkungen allgemeinen Inhalts vorausschicken. Die Anreicherung osmotisch wirksamer Substanzen an der späteren Concavseite des intacten geotropisch gereizten Stengels kann durch Zuwanderung dieser Stoffe von unten her entstehen, dann hat der Vorgang einige Aehnlichkeit mit der von Wortmann angenommenen Plasmawanderung. Es bewegen sich die betreffenden Substanzen von unten und den Seiten des Stengels nach oben oder wenn seitliche Einschnitte vorhanden sind, von 5 und 6 nach 1, von 2 nach 3 und 4. Bei 1, 3 und 4 findet Ansammlung statt, welche man nachweisen kann, während jeder Versuch eine Plasmaanhäufung zu eruiren ein negatives Resultat ergab. Es wäre jedoch auch denkbar, dass die Zuwanderung der in Rede stehenden Substanzen von der Seite her in der Richtung der Stengelachse erfolgte oder endlich, dass überhaupt keine Wanderung im Spiele sei, sondern der Reiz einfach eine Mehrproduction von osmotisch wirksamen Substanzen in den Zellen des Rindenparenchyms an der Concavseite des intacten Stengels inducire und an den Punkten 3, 4 und 1 des beiderseits geritzten. Es ist nun ganz gleichgültig, welche dieser drei Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht; immer wird der ursprüngliche Flankenschnitt-Versuch den oben erwähnten Ausgang haben, allein ich werde im Folgenden darlegen, dass es hierbei in hohem Grade auf die Lage der seitlichen Einschnitte ankommt.

Nimmt man einmal an, auf dem Stengel-Querschnitt *A* seien die durch kleine Kreise dargestellten osmotischen Substanzen am Umfang gleichmässig vertheilt, so würden sich in Folge der Schwerkraftwirkung alle bei *a* der Fig. *B* ansammeln und eine starke Contraction der Zellen daselbst und intensive Krümmung des Stengels verursachen. Die obere Hälfte enthielte 12, die untere 0 Kreise und die 12 Kreise bei *a* wirken am Hebelarm $a\,m = r$. Bringen wir links und rechts vom Mittelpunkt des Querschnitts *C* Flankenschnitte an, so können sich nur noch 6 Kreise

Digitized by Google

oben bei a ansammeln, drei wandern nach c, drei nach e, so dass 6 Kreise bei a den Kreisen bei c und e entgegenwirken; da nun letztere beinahe in die Mittellinie $\alpha\beta$ fallen, so können sie keine krümmende



Wirkung ausüben, wohl aber die b bei a, welche am Hebelarm $am = r$ angreifen. Die krümmende Wirkung osmotischer Substanzen ist also im Falle C etwa halb so gross als bei B. Liegen die Flankenschnitte mehr nach unten wie in Fig. D, so treten 8 Kreise oben bei a in Wechselwirkung mit zwei Mal 2 Kreisen bei c und e, welche 4 Kreise aber an, wenn auch kurzen, Hebelarmen anfassen. In Fig. E sind die Flankenschnitte oben, alle Kreise sammeln sich an der Oberseite, wenn auch in verschiedener Entfernung von $\alpha\beta$ an und wirken gleichsinnig. Die Fig. F und G veranschaulichen endlich den Fall, dass einer der Schnitte seitlich oben, der andere seitlich unten applicirt wird; im ersten Fall F sind auf der β-Seite, im zweiten G auf der α-Seite mehr Kreise, welche mit den bei a versammelten zu gemeinsamer Wirkung gelangen.

Setzt man den Hebelarm der bei a wirkenden Kreise = 1, den bei c und e in der Fig. D und E wirkenden = $^1/_8$, so lässt sich das Verhältniss der oben und unten einander entgegenwirkenden Kräfte bei B, C, D, E beziehungsweise ausdrücken durch die Brüche $\frac{12}{0}$, $\frac{6}{0}$, $\frac{8}{\frac{1}{8}} = \frac{6\frac{1}{8}}{0}$, $\frac{\frac{1}{8}+\frac{1}{8}}{0} = \frac{6\frac{1}{4}}{0}$, mit anderen Worten, die krümmende Kraft ist am stärksten bei B, dann folgt E, dann C und zuletzt D. Bei F wirkt die Kraft $6 + {}^4/_8$ rechts oben gegen $^2/_8$ links unten, also eine 11 Mal grössere Kraft zwischen a und β, als zwischen α und d; es wird sich der so operirte Stengel demgemäss nach rechts oben krümmen; bei G verhält sich alles in Bezug auf rechts und links umgekehrt.

Vollziehen sich die Krümmungen an Stengeln, welche man den Fig. B—G entsprechend eingeschnitten hat, in Wirklichkeit so, wie die theo-

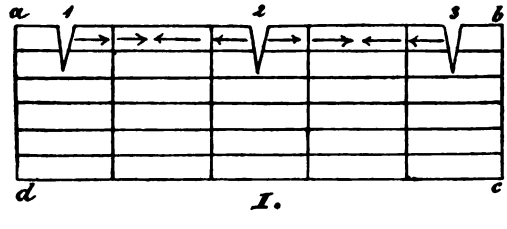
Digitized by Google

retische Betrachtung fordert, so würde daraus zunächst folgen, dass diese Versuche für die Plasmawanderung nicht beweisend sind, da sie gleiche Resultate haben müssten unter der Voraussetzung einer Wanderung osmotischer Stoffe oder einer Mehrproduction derselben an bestimmten Stellen in Folge des Schwerkraftreizes. Zahlreiche mit allen Vorsichtsmaassregeln angestellte Experimente an *Pisum sativum*-Stengeln zeitigten nun in der That Resultate, welche in allen Stücken den theoretischen Forderungen entsprachen. Unerbittlich aber zeugen die anatomischen Befunde gegen die Plasmawanderung. Unter dem Mikroskop kann man nirgends Plasmaansammlungen bemerken und anstatt der von Wortmann geforderten Verengerung der Zelllumina in den Regionen *a* resp. *c* und *e* unter den Einschnitten habe ich im Gegentheil regelmässig Erweiterung derselben gefunden, welche sich nach Wortmann's Auffassung nicht, nach der meinigen ohne Schwierigkeit verstehen lassen.

Capitel VIII.

Versuche mit oben oder unten in der Querrichtung eingeschnittenen Organen (Kerbschnittversuche).

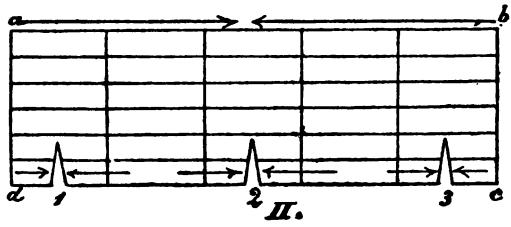
Der Wortmann'sche Versuch mit den Flankenschnitten, welche in der Richtung der Längsachse des Organs ausgeführt werden, kann über die Mechanik der Krümmungserscheinung einen Aufschluss nicht geben, ja es ist derselbe, wie ich an andrer Stelle in extenso discutirt habe, nicht einmal im Stande, Aufschluss zu geben über die Anwesenheit und Mitwirkung einer durch den Reiz veranlassten Plasmawanderung. Ich habe nun die Application von Einschnitten benutzt, um meine Vorstellung vom Mechanismus des Krümmungsphänomens zu stützen; es handelt sich jedoch bei meinen Versuchen nicht um Einschnitte an den Flanken und in der Längsrichtung des Organs, sondern um Einkerbungen oben oder unten in der Richtung rechtwinklig zur Organachse. Meine Speculation war einfach folgende: Wenn, wie ich annehme, die Krümmung vollzogen wird durch Contraction der Zellen an der Oberseite des horizontalen Stengels, so müssen Quereinkerbungen an dieser Seite die Wirkung der contrahirten Zellen aufheben oder wenigstens stark vermindern. Denken wir uns einen medianen Stengel-Längsschnitt *a b c d* (beistehende Fig. I) und an dessen Oberseite *a b* drei Einkerbungen 1, 2



I.

Digitized by Google

und 3, so werden sich die Zugwirkungen der sich deformirenden Zellen zwischen den Einkerbungen immer nur bis zu letzteren fortpflanzen können, diese Gesammt-Zugwirkung der Zellen der Oberseite, auf welche ich



III.

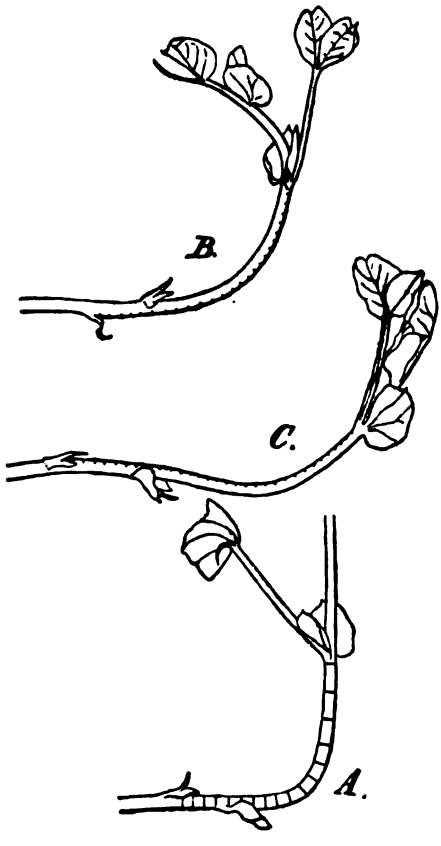
die ganze Krümmung zurückführe, wird hier nicht zu Stande kommen können. Die Zellen der Unterseite *c d* sind intact; läge in ihnen die treibende Ursache der Krümmung, so würde letztere unverändert von Statten gehen müssen; es ist, was ich von vornherein betone, nicht zu erwarten, dass durch die Einkerbungen an der Oberseite die Krümmung vollständig verhindert wird, denn auch die Zellschichten unterhalb der Einkerbungen werden nach ihrer Deformation eine geringe Zugwirkung noch äussern müssen, aber es ist klar, dass ihr Einfluss um so geringer sein wird, je näher sie der Achse des Organs liegen. Welche Wirkung würden andrerseits Einkerbungen auf der Unterseite des Organs voraussichtlich hervorrufen müssen? Nach meiner Contractions-Hypothese ist eine Hemmung des Krümmungsvorgangs durch solche Einschnitte nicht möglich, denn die Contraction der Concavzellen geht nach wie vor von Statten, die passive Dehnung der Convexseite ist durch die Einschnitte eher erleichtert; statt dass die Zellen zwischen den letzteren gedehnt werden, verursacht der Longitudinalzug wahrscheinlich in der Hauptsache nur ein Klaffen der Einschnitte, jedenfalls wird die Krümmung ungestört verlaufen können. Kurz gesagt, nach Wortmann's Auffassung müsste ein oben eingekerbter Stengel sich aufwärts krümmen, ein unten eingekerbter gerade bleiben; nach meiner Auffassung dagegen müsste sich die Sache genau umgekehrt gestalten.

Von 6 Keimpflanzen von *Pisum sativum* wurden zwei, *a* und *b*, unverletzt gelassen und horizontal gelegt. In 1 Stunde 45 Minuten waren beide in Senkrechtstellung wie in Figur *A* auf der nächsten Seite; zwei andere, *c* und *d*, wurden an der Unterseite in Abständen von 2 mm eingekerbt. In der gleichen Zeit erreichten sie nicht nur die Senkrechtstellung, sondern waren etwas übergebogen; die Krümmung selbst war auf eine etwas längere Strecke vertheilt und ist in Figur *B* reproducirt. Die beiden oben eingekerbten und horizontal gelegten Pflanzen *e* und *f* dagegen erreichten die Senkrechtstellung überhaupt nicht, sie nahmen die Form des in Figur *C* abgebildeten Stengels an.

Digitized by Google

Dieser Versuch wurde häufig mit immer dem gleichen Resultat wiederholt.

Die zahlreichen, dem Stengel beigebrachten Einschnitte steigern naturgemäss die Wasserverdunstung desselben und führen einen besonders starken Wasserverlust speciell der direct verwundeten Gewebe herbei. Es empfiehlt sich daher, diese Versuche in feuchter Atmosphäre anzustellen, um den Wasserverlust möglichst herabzumindern. Ganz lässt er sich nicht vermeiden und damit auch nicht eine geringe Turgorabnahme in den Zellen der mit Einschnitten versehenen Seite.



In dem der Figur *C* entsprechenden Falle wird der stärkere Wasserverlust an der eingekerbten Oberseite stattfinden, die untere ist demnach bezüglich des Turgors im Vortheil und es stünde ihr nichts im Wege, die Krümmung in normaler Weise zu bewirken, allein die Krümmung bleibt trotz günstiger Bedingungen unvollkommen.

Sind die Einschnitte an der Unterseite entsprechend der Figur *B* angebracht, so wird der Turgor daselbst sicherlich mehr herabgesetzt als oben, nach Wortmann's und anderer Auffassung müsste dadurch der Krümmungsprocess noch mehr erschwert werden; die Krümmung geht jedoch normal von Statten.

Die Ergebnisse der Einkerbungsversuche lassen sich sonach mit der Annahme (Wortmann, Wiesner, Noll), dass die spätere Convexseite activ beim Krümmungsvorgang thätig ist, nicht vereinigen, während sie mit meiner Auffassung vortrefflich harmoniren.

Capitel IX.

Gewebespannung in gekrümmten Organen.

Eine Reihe von Erscheinungen legt auf's Deutlichste dar, dass von einem blossen Zurückbleiben des Wachsthums der Concavzellen als Krümmungsursache (Wortmann) oder von einer Verkürzung der

Digitized by Google

Concavseite in Folge mechanischer Zusammenpressung durch die Convexseite (Noll) nicht die Rede sein kann, das sind die Erscheinungen der Gewebespannung an gekrümmten Organen. Es ist klar, dass die antagonistischen Seiten des gekrümmten Organs durch ihr verschiedenes Verhalten Gewebespannung erzeugen müssen, welche sich beim Zerspalten des gekrümmten Organs verräth. Würde nun der Krümmungsvorgang so zu Stande kommen, wie Wortmann sich vorstellt, so würde nach der Halbirung des Stengels in Ober- und Unterhälfte die erstere sich zusammenziehen, die letztere sich verlängern, beide aber die Krümmung verflachen müssen, was nicht der Fall ist. Nach Noll's Vorstellung des Krümmungsmechanismus müsste nach der Halbirung die zusammengepresste Concavseite sich ausdehnen und dabei ihre Krümmung verflachen, die Convexseite aber, da sie von der passiv zusammengedrückten Concavseite doch unmöglich in ihrem Ausdehnungsbestreben gehindert werden konnte, dürfte nach der Lostrennung sich nicht wesentlich verändern. Auch dies ist nicht der Fall. Anders müsste nach meiner Auffassung des Krümmungsvorganges der Erfolg der Halbirung des gekrümmten Stengels sein. Die Concavseite besitzt ein starkes Contractionsbestreben, sie ist aber durch die Vereinigung mit der passiv gedehnten Convexseite verhindert, demselben vollkommen Genüge zu leisten; sie wird dies, losgelöst, thun und dabei ihre Krümmung verstärken. Die passiv gedehnte Convexseite wird sich nach der Trennung ebenfalls zusammenziehen, ihre Krümmung aber verflachen oder in eine entgegengesetzt gerichtete umändern.

Spaltet man den gekrümmten Stengel eines *Pisum*-Pflänzchens, so tritt in der That mehr oder weniger intensive Einrollung beider Hälften nach aussen zu ein, wie das die Figuren *A B C D* der Tafel IV veranschaulichen. In *C* ist die ursprüngliche Krümmung bei *α* mitgezeichnet. *L L* sind die Hälften nach der Spaltung in Luft, *W W* in Wasser; *u u* untere Hälften, *o o* obere. In *A* haben wir eine ältere (zwölf Stunden alte) in *B*, *C* und *D* junge Krümmungsstadien vor uns. Die Gewebespannung ist in jüngeren Krümmungen grösser als in älteren. Legt man die getrennten Hälften wieder an einander, so ist die obere mehr verkürzt als die untere. Zerschneidet man einen gekrümmten Stengel in drei Lamellen, eine obere (*o*), mittlere (*m*) und untere (*u*), so behalten *m* und *u* nahezu gleiche Länge, *o* dagegen verkürzt sich, wie Figur *E* Tafel IV illustrirt.

Fasst man die nach der Halbirung des gekrümmten Organs sich ausbildenden Krümmungen der Hälften in's Auge, so ist zu beachten, dass auch beim Zerlegen des nichtgereizten Stengels die Hälften sich krümmen, allein in so schwachem Maasse, dass beim Vergleich die Bewegungen in jenem Falle nur um so auffallender hervortreten; während am getheilten ungereizten Organ die Hälften meist nur eben von einander

Digitized by Google

klaffen, rollen sich die Hälften des gekrümmten Organs energisch zurück; auch bei älteren Organen, bei denen der Ausschlag sich vermindert, ist dieser Unterschied noch bedeutend, wie aus dem Vergleich der beiden Figuren *F* und *G*, Tafel IV hervorgeht. Zwei analoge gleich lange Stengelstücke von *Pisum*, eines gerade, *a*, das andere geotropisch gekrümmt, *b*, wurden halbirt. Die Hälften von *a* weichen am Ende um 7 mm von einander, die von *b* an der correspondirenden Stelle aber um 21 mm, also um den dreifachen Betrag, die Gewebespannung ist somit nach der oben bezeichneten Richtung während des Krümmungsprocesses gesteigert worden.

Wird ein krümmungsfähiges Internodium von *Pisum sativum* horizontal gelegt, die Krümmung desselben durch die Belastung verhindert und sodann ein Stück herausgeschnitten, in vorliegendem Falle war dessen Länge 53 mm, so contrahirt sich nach dem Zerlegen, dieses Stengelstückes in eine obere, und untere Hälfte, die obere um 2 mm, während die untere ihre ursprüngliche Länge beibehält, ein Beweis, dass nicht die Ausdehnung der Unterseite (Wortmann, Noll), sondern die Contraction der Oberseite das agens movens beim Krümmungsprocesse ist.

Auch den Versuch einer mechanischen Erklärung der Reizkrümmungen von Wiesner muss ich als misslungen betrachten. Abgesehen davon, dass dieser Forscher sich noch in dem Irrthum befindet, der Turgor der späteren Convexseite sei höher als der der Concavseite, halte ich auch seine Annahme einer Dehnbarkeitsänderung in Folge der Reizeinwirkung für unbewiesen und falsch. Wiesner sagt ja selbst auf Seite 20 des II. Theiles seiner »heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche«, dass man keinen Unterschied findet, wenn man die Dehnbarkeit zweier völlig gleicher etiolirter Stengelglieder prüft, von denen das eine sofort zum Versuche benützt wurde, das zweite aber einem Keimlinge entnommen ward, der so lange im Lichte rotirte, als zur heliotropischen Induction nöthig gewesen wäre. Es darf mithin angenommen werden, fährt Wiesner fort, dass Licht- und Schattenhälften eines Keimstengels von *Phaseolus multiflorus* zur Zeit erfolgter heliotropischer Induction keinen nachweislichen Unterschied ihrer Dehnbarkeit darbieten. Ich habe im Capitel »Beugungsversuche« dieser Abhandlung experimentell nachgewiesen, dass die Noll'chen Beugungsversuche, die ebenfalls eine durch den Reiz in ungleichem Grade veränderte Dehnbarkeit der Membranen an den antagonistischen Seiten aufdecken sollte, dasselbe nachgewiesen. Auf Grund plasmolytischer Versuche aber hält Wiesner die Dehnbarkeit der antagonistischen Seiten qualitativ für verschieden, er erklärt die Concavseite für vorwiegend elastisch dehnbar, die Convexseite für ductil dehnbar und gelangt daher weiter unten zu der Behauptung (p. 21), dass im Stengel vor dem Eintritt der Krümmung eine Gewebespannung entstehe, indem die Concavhälfte durch die Convex-

Digitized by Google

hälfte passiv gedehnt werde. Vollzöge sich nach Wiesner die Krümmung durch starke Turgordehnung der ductilen Convexmembranen, welche in Gegenwirkung tritt gegen eine schwache Turgordehnung der elastischen Concavmembranen, so müssten die durch horizontalen Medianschnitt isolirten Hälften des gekrümmten Stengels sich folgendermassen verhalten: Die Concavhälfte müsste sich etwas contrahiren, ihre Krümmung aber etwas verflachen oder unverändert lassen; die Convexhälfte aber dürfte sich weder verkürzen noch ihre Krümmung merklich ändern. In Wirklichkeit jedoch treten von diesen vier Erscheinungen zwei durchaus nicht ein, denn die isolirten Hälften verändern ihre Krümmungen in energischer Weise, und zwar die Concavhälfte gerade im entgegengesetzten Sinne, als nach Wiesner zu erwarten wäre, sie verstärkt die Krümmung. Die Convexhälfte verflacht dieselbe, ja lässt sie sogar meist in eine entgegengesetzt orientirte übergehen.

Ich gelange somit auch auf Grund der Experimente über die Gewebespannung geotropisch gekrümmter Stengel zu der Meinung,

1. dass es unrichtig ist, das active Princip beim Reizkrümmungsprocess in die Convexseite zu verlegen, wie Wortmann, Wiesner und Noll es thun, und
2. dass die von Wiesner und Noll postulirte Veränderung der Dehnbarkeit der Convexmembranen nicht existirt (vgl. hierüber auch Cap. VI).

Capitel X.
Nachwirkung.

Die von einander getrennten horizontal gelegten Stücke eines Stengels krümmen sich, wie ich bereits mitgetheilt habe, in gleicher Zeit stärker, als wenn sie vereinigt geblieben wären. Dafür liegt ein dreifacher Grund vor. Erstens wird beim intacten Stengel durch das Gewicht der Gipfeltheile die Krümmung der tiefer abwärts gelegenen Stengelpartieen mehr oder weniger vermindert. Zweitens sind die oberen Theile des intacten Stengels dem Gravitationsreize weniger lange und in ungünstigerer Lage exponirt, als wenn sie von einander getrennt horizontal liegen. Drittens wird der Effect der »Nachwirkung« beim intacten Stengel mit der Reduction der »Hauptwirkung« naturgemäss kleiner und bei den über die Verticale hinaus gekrümmten Gipfeltheilen durch die alsdann entgegenwirkende Schwerkraft direct verringert. In Figur *D*, Tafel II ist der auf der linken Seite gezeichnete Blüthenschaft der intacte, α dagegen giebt die Curve wieder, welche man erhält, wenn man die isolirt zur Krümmung gebrachten Stücke I—IV zusammenfügt. Der intacte Stengel ist, wie man sieht, weniger gekrümmt als α. Die Theile I—IV

Digitized by Google

haben ihre Nachwirkungskrümmungen vollständig ausführen können, die Gipfeltheile des intacten Stengels dagegen haben dies ihrer fortwährenden Lagenveränderung gegen die Horizontale wegen nur zum Theil thun können. Vollzieht sich die Hebung des Sprossgipfels schnell, so kann die Schwerkraft nur kurze Zeit in voller Intensität auf ihn wirken, auch die Nachwirkung wird daher in dieser Region nur eine relativ schwache sein, denn sie ist im Grunde doch nichts weiter, als die vollkommene Auswirkung der durch den Reiz ausgelösten Turgorkräfte. Die basalen Theile des intacten Stengels bleiben längere Zeit in einer für die Schwerkraftwirkung günstigen Lage, bei ihnen kommt die Nachwirkung zu vollständiger Perfection und ihre Krümmung ist es hauptsächlich, welche das Ueberbeugen des Stengels hervorruft.

Bei Beurtheilung dieser Verhältnisse wird es sich fragen, wie lange die Schwerkraft auf den geotropisch reizbaren horizontalliegenden Stengel wirken muss, um eine sichtbare Nachwirkung zu veranlassen. Der einfachste und allein richtige Weg zur Beantwortung dieser Frage ist, den eine bestimmte Zeit der Schwerkraftwirkung exponirten Stengel am Klinostaten horizontal um seine Längsaxe rotiren zu lassen. Von Sachs wurde der gereizte Stengel seiner Zeit auch senkrecht mit der Spitze nach unten oder oben gestellt oder um seine Axe um 90° gedreht. Es ist klar, dass die Verticalstellung des gereizten Stengels die Nachwirkung nicht in ihrer wirklichen Grösse in die Erscheinung treten lässt. Richtet man den gereizten Stengel mit der Spitze nach oben, so wird die Nachwirkung zu klein, im anderen Falle zu gross gefunden. In jenem Falle nämlich hemmt die allmälig eingreifende Schwerkraft die Nachwirkungskrümmung, weil sie letzterer entgegenwirkt, in diesem aber fördert sie dieselbe, weil sie in gleichem Sinne wie die Nachwirkung zu krümmen strebt. Dass das hier Gesagte richtig ist, lehrten die vergleichenden Versuche, welche ich über die Nachwirkung an Pflanzenstengeln anstellte. Drei gleiche *Pisum*-Stengel (1, 2, 3) wurden beispielsweise gleichlange Zeit hindurch (30 Min.) horizontal gelegt, sodann wurde von den noch vollkommen geraden Stengeln 1 an die horizontale Axe des Klinostaten gebracht und gedreht, 2 vertical mit der Spitze nach oben, 3 vertical mit der Spitze nach unten gestellt. An allen drei Stengeln trat bald die Nachwirkung ein, wie aus Figur *H*, Tafel IV ersichtlich ist; sie fiel am stärksten aus bei 3, am schwächsten bei 2, während die Nachwirkung des am Klinostaten gedrehten Stengels 1 die Mitte hielt. Ich bediente mich bei meinen weiteren Versuchen deshalb stets der Rotation am Klinostaten zur Ermittelung der Nachwirkung.

Von vier möglichst gleichen *Pisum*-Stengeln (I, II. III und IV) wurden I 10 Min., II 20 Min., III 30 Min. und IV 75 Min. lang in horizontaler Stellung nach einander geotropisch gereizt und sodann jeder der Stengel an den Klinostaten gebracht. Es zeigte sich nun, dass der Stengel I

Digitized by Google

vollkommen gerade blieb, die übrigen aber Maximal-Krümmungen erreichten, wie sie in Figur *I*, Tafel IV aufgezeichnet worden sind.

Um festzustellen, nach wieviel Minuten die geotropische Nachwirkung bei *Pisum sativum* beginnt, legte ich eine Anzahl Keimpflanzen 10 Min. und eine andere 15 Min. lang horizontal und brachte sie dann an die horizontale Klinostatenaxe. Alle Stengel der ersten Serie blieben gerade, alle der zweiten führten eine schwache Krümmung aus. Die kürzeste Zeitdauer, während welcher die Schwerkraft wirken muss, um überhaupt eine Nachwirkung hervorzurufen, liegt zwischen 10 und 15 Min., es beträgt also die sog. »latente Reizung« annähernd 12,5 Min. für *Pisum sativum*.

Eine Reihe von Experimenten, welche ich fortzusetzen gedenke, zeigt, dass die Grösse der latenten Reizung für jedes Versuchsobject auch derselben Art verschieden ist. Sie ist abhängig von der Form, vom inneren Bau und von den jeweilig vorhandenen physiologischen Verhältnissen des Objectes. Es lassen sich daher vorläufig nur ganz allgemeine Regeln über den Beitrag aufstellen, welchen die Nachwirkung bei der Krümmungsbewegung liefert. Sie ist selbstverständlich eine Function der Hauptwirkung. Je langsamer eine Krümmung verläuft, um so mehr gelangt die Nachwirkung zur Geltung; bei raschen Krümmungen kommt sie in den gipfelwärts gelegenen Partieen sicher oft kaum in Betracht. Vielmehr sind wie bezüglich der Hauptwirkung auch bezüglich der Nachwirkung diejenigen Stengelregionen in bevorzugter Lage, welche, an der Basis des Versuchsobjectes gelegen, lange Zeit hindurch der vollen Schwerkraftwirkung ausgesetzt sind und bei welchen die Schwerkraft niemals im Stande ist, der Nachwirkung entgegenzuarbeiten. In diesen Regionen muss schliesslich die energischste Krümmung zu Stande kommen, wie ich bereits im Capitel I erörtert habe.

Capitel XI.

Versuche mit künstlich gerade gehaltenen Stengeln.

Der bekannte Versuch von Elfving mit *Phaseolus*, dessen Epicotyl dieser Forscher vorsichtig bog und dann in diesem Zustand am Klinostaten längere Zeit rotiren liess, hatte den Erfolg, dass die Zellen der gedehnten Convexseite sich stark collenchymatisch verdickten, die der Concavseite dagegen dünnwandig blieben. Dieses Beobachtungsresultat scheint mit den Ergebnissen der Untersuchungen von Hegler übereinzustimmen, welcher auf verschiedene Weise darlegte, dass mechanischer Zug als Reiz wirkt und die beeinflussten Organe veranlasst, ihre Festigkeit zu vergrössern durch Steigerung der Wanddicke und der Zahl der vorhandenen mechanisch wirksamen Elementarorgane oder durch Production

Digitized by Google

bis dahin ganz fehlender Festigungsgewebe. Wenn nun in der That Zug Membranverdickung in den von ihm getroffenen Zellen herbeiführt, so liegt es auf der Hand, dass der Wortmann'sche Fundamentalversuch mit dem künstlich gerade gehaltenen *Phaseolus*-Epicotyl für die mechanische Theorie der Reizkrümmungen bedeutungslos sein muss; denn alsdann würden die Membranverdickungen an der Oberseite des Epicotyls eben Folge des auf diese Seite wirkenden mechanischen Zuges sein. Wie Hegler ganz richtig bemerkt, kommen bei einer derartigen Hemmung der Krümmung, wie sie im Wortmann'schen Versuche vorliegt, ganz neue Reizverhältnisse in's Spiel, und die so gewonnenen Resultate dürfen nicht ohne Weiteres zur Erklärung realisirter geotropischer Krümmungen herbeigezogen werden.

Nach dem in den ersten Capiteln Mitgetheilten ist eine Wachsthumsbeschleunigung oder auch nur eine active Verlängerung durch Turgor an der Convexseite gekrümmter Organe nicht nachgewiesen. Die plasmolytischen Versuche, besonders die Möglichkeit, frische Reizkrümmungen durch Plasmolyse vollständig aufzuheben, machen es für mich vielmehr wahrscheinlich, dass es sich bei den Reizkrümmungen nicht um **Wachsthumsvorgänge**, sondern nur um **Spannungserscheinungen** handelt, welchen erst später Wachsthumsprocesse sich zugesellen. Die sich contrahirende spätere Concavseite sucht bei der ungehemmten Krümmung die Convexseite zu dehnen, bei Hemmung im Glasrohr dagegen ebenfalls zu verkürzen. Nicht auf die Concavseite, sondern auf die Convexseite wird bei freier Krümmung nach meiner Auffassung ein Zug ausgeübt und es würde der dadurch inducirte Reiz gewiss an der Convexseite zu Membranverdickungen führen, wenn nicht erstens die Zeit, während welcher die Krümmung von Statten geht, meist eine sehr kurze wäre und zweitens die Membranen daselbst nicht fortwährend durch mechanische Dehnung verdünnt würden.

Bei den Hegler'schen Versuchen, sowie bei dem von Elving handelte es sich immer um Versuchszeiten von 2—7 Tagen; bei den geotropischen etc. Reizkrümmungen kommen jedoch meist nur sehr viel kürzere Zeitabschnitte in Betracht, in wenigen Stunden ist die ganze Krümmung vollzogen, weshalb ich annehme, dass die Verdickungen, welche man bei fortgeschrittenen freien Reizkrümmungen mit Mühe zuweilen beobachten kann, nicht durch Zugwirkung von Seiten der Convexseite veranlasst werden, auch wenn man einmal die Existenz dieses Zuges zugeben wollte. Die minimalen Verdickungen an der Oberseite müssen eine andere Ursache haben und ich erkenne dieselbe, wie bereits im Capitel II. zum Ausdruck gelangte, in der Anhäufung von Stoffen in den Concavzellen, welche bei der Zellhautbildung Verwendung finden, von Kohlehydraten. Die Concavzellen schöpfen bei der Membranbildung aus

Digitized by Google

reicherer Quelle und da sie ausserdem ihre Oberfläche weniger vergrössern als die Zellen der Convexseite, so müssen ihre Membranen vorwiegend in die Dicke wachsen.

In Capitel III. habe ich mitgetheilt, dass ich die Concavseite immer verkürzt und häufig kürzer fand, als sie ursprünglich vor dem Horizontallegen war, so kann auf sie ein Längszug, ausgehend von der Convexseite, nicht dehnend gewirkt haben und es kann die Verdickung nicht Folge eines solchen Zuges sein.

Beim Einschliessen des horizontalliegenden Stengels in eine Glasröhre kann man gelegentlich ein Einreissen in der oberen Längshälfte beobachten. Diese Erscheinung ist von Hegler als Beweis angesehen worden, dass ein beschleunigtes Wachsthum der Unterseite einen Zug auf die Oberseite ausübe. Ich vermag diese Erscheinung nicht als beweiskräftig anzuerkennen, denn das Einreissen wird auch stattfinden, wenn die Concavseite sich contrahirt, die Convexseite ader im Glasrohr nicht nachzugeben vermag.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln I—VI.

Tafel I.

Figur *A*. *Pisum sativum*. Spross in sechs verschiedenen Stadien der Krümmung *A—F*. *KR* = Krümmungsradius in Millimetern. *M* = Wachsthumsmaximum. Die mit = bezeichnete Klammer umfasst den Theil des Stengels, an welchem ein Längenwachsthum nicht mehr zu constatiren war.

Figur *B*. *Pisum sativum*. Spross in acht Krümmungsstadien *I—VIII*. Bezeichnung wie in *A*.

Figur *C*. *Vicia Faba*. Sprossgipfel. *a—b*, *c—d*, *e—f* = Zonen stärkster Krümmung in aufeinanderfolgenden Zeiträumen.

Figur *D*. *Pisum sativum*. Spross. *KR* = Krümmungsradius. *WM* = Wachsthumsmaximum.

Figur *E*. Vier Curvensysteme *1—15*, *I—XV*, *a—g*, *A—J*.

1—15 stellt die Krümmungsstadien eines Stengels dar, der überall gleich stark von der Schwerkraft gereizt wird.

I—XV. Die einzelnen Theile des Stengels werden je nach ihrer Stellung mehr oder weniger stark gereizt.

a—g. Die »Nachwirkung« ist als krümmender Factor eingeführt, aber überall als gleich gross angenommen.

A—J. Die »Nachwirkung« ist je nach der Grösse der Hauptwirkung und nach der Stellung der einzelnen Stengelstücke verschieden gross.

Tafel II.

Figg. *A* und *B*. *Leontodon Taraxacum*. Blüthenschaft in vier Theile zerlegt und der vollen Schwerkraft ausgesetzt.

Figg. *C* und *D*. Dasselbe. *KR* die Krümmungsradien in Millimetern. In Fig. *C* ist die punktirte Linie durch Zusammensetzung der Stücke *I—IV* erhalten, in Fig. *D* ebenso die Linie α; links von α ist der in gleicher Zeit gekrümmte intacte Blüthenschaft abgebildet.

Figg. *E—I*. Zerlegte Stengel von *Pisum sativum* geotropisch gekrümmt.

Fig. *K*. Geotropisch gekrümmter Stengel von *Pisum sativum*. *KR* Krümmungsradien in Millimetern; *W* = *0* Wachsthum erloschen. *WM* Wachsthumsmaximum.

Fig. *L*. *a b* ursprüngliche Horizontallage zweier Versuchsstengel von *Pisum sativum*. $a_{'}$ Form des intakten Stengels nach zwei, $a_{''}$ nach 16 Stunden 20 Min.; $b_{'}$ des bei × eingeschnittenen Stengels nach zwei, $b_{''}$ nach 16 Stunden 20 Min.

Fig. *M*. Stengel von *Pisum sativum* horizontal und nach eingetretener Verticalstellung. *WW* Zone, innerhalb deren überhaupt Längenwachsthum zu beobachten war. *WM* Wachsthumsmaximum. *Z* = *0* Zuwachs der Querzonen gleich Null. *KR* Krümmungsradien in Millimetern.

Digitized by Google

Tafel III.

Figg. *A* und *B*. Randpartie vom Zellnetze des Querschnittes durch den gekrümmten Theil eines *Vicia Faba*-Stengels.

Fig. *C*. Dasselbe vom Stengel von *Pisum sativum*.

Fig. *D*. *a* 1 Zelle der Concavseite (3. Zellschicht unter der Epidermis) des Querschnittes durch die gekrümmte Partie des Stengels von *Pisum*. × und ×× eingezeichnete Zellen von der Convexseite desselben Schnittes. *b* 2 (×) und 3 (××) Zellen der Convexseite desselben Schnittes.

Fig. *E*. Dasselbe wie in *A* vom *Pisum*-Stengel.

Fig. *F*. Dasselbe vom Stengel von *Pisum sativum*. Die beiden Zellen × und ×× der Convexseite *b* sind in entsprechende Zellen der Concavseite *a* eingetragen; letztere sind der Gegend *a*, jene der Gegend *b* eines Stengels entnommen, von welchen oben eine Längslamelle entfernt wurde. Fig. *G* stellt einen Querschnitt dieses Stengels dar.

Tafel IV.

Fig. *A* und *B*. Geotropisch gekrümmte Stengel von *Pisum sativum* nach der Spaltung in Längshälften, *LL* in Luft, *WW* in Wasser; *u* untere, *o* obere Stengelhälfte.

Fig. *C*. Wie in *A* und *B*; bei *a* die Verkürzung der oberen Hälfte nach der Spaltung angedeutet.

Fig. *D*. Wie in *A* und *B*.

Fig. *E*. Verhalten der gekrümmten Partie eines *Pisum*-Stengels nach dem Zerlegen in drei Lamellen. *o* obere, *m* mittlere, *u* untere Lamelle. *o* zeigt die stärkste Verkürzung.

Fig. *F*. Gerades Stengelstück von *Pisum sativum* durch medianen Längsschnitt halbirt. *a* Axe des noch intacten Stengels.

Fig. *G*. Entsprechendes geotropisch gekrümmtes Stengelstück derselben Pflanze in gleicher Weise behandelt. *b* Axe des intacten Stengels.

Fig. *H*. Die Nachwirkungskrümmungen dreier Stengel von *Pisum sativum* 1, 2 und 3. 1 nach 30 Minuten langer Horizontallage an den Klinostaten gebracht, 2 vertical mit der Spitze nach oben, 3 vertical mit der Spitze nach unten gestellt.

Fig. *J*. Vier *Pisum*-Stengel (*I—IV*) nach 10, 20, 30 und 75 Minuten langer Horizontallage am Klinostaten gedreht. *I* ohne jede Nachwirkungskrümmung.

Fig. *K*. *z* Curve, welche man erhält, wenn man die drei isolirten geotropisch gereizten Stücke *I, II, III* eines *Pisum*-Stengels zusammensetzt. *i* Curve, welche die Krümmung eines genau gleichen, intacten, gleich lange Zeit hindurch gereizten Stengels darstellt.

Fig. *L*. Krümmungen der vier isolirt gereizten Theile *I—IV* eines *Pisum*-Stengels. *KR* Krümmungsradien in Millimetern.

Fig. *M*. Geotropisch gekrümmter Pflanzenstengel, zum plasmolytischen Experiment rechts eingeklemmt, links mit einer Nadel versehen, welche sich zum Zweck der Bestimmung des Ausschlags über einer Bogenscala bewegt.

Tafel V.

Fig. *A*. Fünf vom geotropisch sich aufrichtenden Blüthenschaft von *Allium atropurpureum* durchlaufene Krümmungsstadien (nach Sachs).

Digitized by Google

Fig. *B.* Blüthenschaft von *Taraxacum officinale*; achtzehn aufeinanderfolgende Krümmungsstadien in natürlicher Grösse gezeichnet.

Fig. *C.* Elf Krümmungsstadien eines Sprosses von *Syringa vulgaris* in natürlicher Grösse.

Tafel VI.

Drei Tabellen, welche die Ausschläge darstellen, die ich bei der Plasmolyse verschieden lange geotropisch gereizter Stengel erhielt. Die erste Tabelle bezieht sich auf *Pisum sativum*, die zweite auf *Sinapis alba* (Keimstengel), die dritte auf *Vicia Faba*. Links ist das Alter der Krümmung in Stunden und Minuten angegeben. Links von der fetten Verticallinie (*o*) sind die Ausschläge positiv (+), rechts negativ (—).

Digitized by Google

Digitized by Google

Marburg. Universitäts-Buchdruckerei (R. Friedrich).

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

K82

HW 1H3Z G

KOHL c.1
Die mechanik der reizkrüm-
mungen. 1894
1474
K82

DATE	ISSUED TO

Return this book on or before the last date stamped below

HARVARD UNIVERSITY
WIDENER LIBRARY

Library Bureau Cat. no. 1174

Digitized by Google